

MTA Doktori Pályázat

Doktori értekezés

**Közösségi mintázatok elemzése:
módszerek és értelmezésük**

Schmera Dénes

MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet

Tihany

2018

"The highest form of pure thought is in mathematics"

Plato

Tartalom

1. Bevezetés	5
2. A dolgozat szerkezete és célkitűzései	8
3. Hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszerek	11
3.1. Közösségi mintázatok tipizálása EMS módszerrel: kritikai megjegyzések	11
3.1.1. Bevezetés	11
3.1.2. Módszerek	14
3.1.3. Helyek és fajok sorrendjének átrendezése	16
3.1.4. A sakktábla mintázat különböző jelentései	18
3.1.5. Koherencia teszt	21
3.1.6. A fajkicserélődés definíciója és tesztje	23
3.1.7. Határok halmozódása teszt	27
3.1.8. Tesztek sorozata	28
3.1.9. Zajteszt	28
3.1.10. Következtetések	32
3.2. Helypárok vizsgálatán alapuló függvények	33
3.2.1. Néhány helypárok vizsgálatára használt klasszikus függvény	33
3.2.2. Helypárok béta diverzitásának felbontása összetevőkre: Baselga javaslata	35
3.2.3. Helypárok fajösszetételének felbontása: az SDR módszer	36
3.2.4. Az SDR módszer és Baselga béta diverzitás felbontásának összehasonlítása	40
3.2.5. Helypárok béta diverzitásának felhasználása hierarchikus mintavételezés esetén	41
3.3. Teljes adatmátrixot vizsgáló függvények	56
3.3.1. Közösségek fajkészletének átfedése	57
3.3.2. Terminológiai javaslat a teljes adatmátrix hasonlatosságának méréséhez használt függvények osztályozásához	59
3.3.3. Teljes adatmátrixot vizsgáló módszerek osztályozása	60
3.3.4. Néhány egyenlet egyszerűsítése	62
3.3.5. Teljes adatmátrix hasonlatosságát vizsgáló módszerek összehasonlítása	63
4. Jelleg alapú módszerek	69
4.1. Az SDR módszer kiterjesztése jelleg alapú vizsgálatokhoz	69
4.1.1. Bevezetés	69
4.1.2. A javaslat algebrai megfogalmazása	70
4.1.3. A javaslat értelmezése és összegzése	73
4.2. Jelleg alapú vizsgálatok vízi gerinctelenekkel: néhány probléma és megoldásuk	75
4.2.1. Hogyan kapcsoljuk össze a hely×taxon és a jelleg×taxon adattáblákat?	75

4.2.2. Vízi gerinctelenek jelleg alapú vizsgálatával kapcsolatos következtetések és terminológiai javaslatok	80
4.3. Új módszerek a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-méréséhez	83
4.3.1. Bevezetés	83
4.3.2. Az új funkcionális diverzitási mérőszám (MFAD) fejlesztése	86
4.3.3. Az MFAD tulajdonságainak bemutatása mesterséges adatok felhasználásával	87
4.3.4. Az MFAD tulajdonságainak bemutatása valós adatok felhasználásával	90
4.3.5. Az MFAD jelentősége	93
4.3.6. Közösség tagjainak hozzájárulása a funkcionális diverzitáshoz	95
4.3.7. Javaslat a hozzájárulás (funkcionális érték) mérésére	99
4.3.8. A funkcionális érték összehasonlítása más módszerekkel	100
4.3.9. A funkcionális érték jelentősége	101
4.4. Vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának áttekintése	103
4.4.1. Bevezetés	103
4.4.2. Irodalmi keresés	105
4.4.3. A funkcionális diverzitás értelmezése	105
4.4.4. Vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos koncepciók	106
4.4.5. Matematikailag definiált terminusokat használunk?	107
4.4.6. Milyen jellegeket használunk a funkcionális diverzitás mérésére?	108
4.4.7. A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának mérésére használt függvények	109
4.4.8. Milyen összefüggés van a funkcionális és a taxonómiai diverzitás között?	110
4.4.9. Kutatások reprezentáltsága	110
4.4.10. A környezeti változók és az emberi zavarás hatása a funkcionális diverzitásra	111
4.4.11. Mely ökoszisztéma-funkciókra van hatása a funkcionális diverzitásnak?	113
4.4.12. Funkcionális diverzitás-kutatással kapcsolatos javaslatok	114
5. Összegzés	115
6. Köszönetnyilvánítás	119
7. Felhasznált irodalom	121

1. Bevezetés

Közösségi mintázatok detektálása, illetve a mögöttes mechanizmusok feltárása a közösségi ökológia egyik legrégebben megfogalmazott célja (Mittelbach 2012). Már a korai ökológusok is a közösségi mintázatokból következtettek a mögöttes mechanizmusok meglétére vonatkozóan. Clements (1916) például, akit az észak-amerikai növényökológusok úttörőjének tekintünk, a növényközösségeket koherens egységeknek tekintette, mely egységek egy környezeti változó mentén jól elhatárolódnak (*clements-i mintázat*). Gleason (1926) ugyanakkor úgy érvelt, hogy nem maguk a közösségek, hanem csupán a fajok különböznek, ezért a közösségek környezeti gradiens mentén történő rendeződése valójában a közösséget alkotó fajok egyedi választását tükrözi (*gleason-i mintázat*). Tilman (1982) erős kompetíciót feltételezve egy gradiens mentén olyan közösségek sorozatát vizionálta, ahol a fajok a véletlenhez képest sokkal inkább "egyenletesen elosztott" mintázatot mutatnak (*egyenletesen elosztott mintázat - evenly spaced pattern*), míg Diamond (1975) az ökológiai gradiensek meglététől függetlenül a sakktáblaszerű mintázat meglétét tekintette az erős kompetíció indikátorának (*sakktábla mintázat - checkerboard pattern*). Végezetül ne feledkezzünk meg az *egymásbaágyazott mintázatról (nested pattern)* sem, ahol a fajszegényebb közösségek a fajgazdagabb közösségek részalmazatát képezik (Patterson és Atmar 1986). Ezen mintázatok napjainkban idealizált közösségi mintázatoknak, vagy amennyiben a több közösség együttes vizsgálatát kívánjuk hangsúlyozni, akkor idealizált metaközösségi mintázatoknak nevezzük (Ulrich és Gotelli 2013, Heino et al. 2015). Mivel az idealizált közösségi mintázatok azonosításával és értelmezésével foglalkozó cikkek komoly elméleti háttérrel rendelkeznek, ezért egyes vélemények szerint a mintázatok azonosítása lehetővé teszi a mögöttes folyamatok indikálását (Leibold és Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010)

A közösségi mintázatok elemzésének másik lehetősége az, amikor egy, a közösségi mintázat bizonyos tulajdonságát kifejező függvényt használunk a vizsgált közösségek jellemzésére. Ilyen függvény lehet például az egymásbaágyazottság vagy akár a béta diverzitás. Az egymásbaágyazottsági függvények azt fejezik ki, hogy mennyire

tekinthetők a fajszegényebb közösségek a fajgazdagabbak részhalmazának (Wright et al. 1998, Ulrich et al. 2009, Podani és Schmera 2012); míg a béta diverzitási függvények a közösségek fajkészletének variabilitását mérik (Koleff et al. 2003, Tuomisto 2010, Anderson et al. 2011). Bár a közösségszerkezetet leíró függvények alkalmazása nem új keletű, a béta diverzitás komponensekre történő felbontásának ötlete (Baselga 2010), illetve annak matematikai leírása kétségtelenül komoly lendületet adott a függvényekkel kapcsolatos kutatásoknak. Baselga (2010) javaslata szerint a közösségek béta diverzitása egy fajkicserélődési és egy egymásbaágyazottság eredményeként létrejött komponensre bontható. A felbontás jelentősége abban áll, hogy a komponensek eltérő mögöttes mechanizmusokat feltételeznek, így a felbontás különböző ökológiai, természetvédelmi és biogeográfiai kérdések megválaszolására használható. A béta diverzitás komponensekre történő felbontásának újszerűsége és jelentősége kritikai megjegyzéseket, intenzív vitát, illetve alternatív felbontások létrejöttét eredményezte (Baselga 2012, Baselga és Leprieur 2015, Legendre 2014, Podani és Schmera 2011, 2016).

Az eddig említett módszerek a közösségi mintázatot önmagukban vizsgálva (típusba sorolás vagy függvény alkalmazás) következtetnek a közösségszerveződésre. Azonban lehetőség van arra is, hogy a közösségeket alkotó fajok tulajdonságait (vagy más szóval jellegeit) is felhasználjuk a közösségszerveződés megértéséhez. A jelleg alapú módszerek előnye az, hogy egymástól távoli területek közösségeinek összehasonlítását teszik lehetővé még akkor is, ha azok fajkészlete különböző (Feoli et al. 1985, Lausi és Nimis 1985, Podani 1985, Statzner et al. 2001, 2004), illetve az, hogy a mögöttes folyamatok követlenebbül értelmezhetővé válnak (Southwood 1977, Poff 1997). Mindezek alapján nem meglepő, hogy az elmúlt évtizedekben a jelleg alapú kutatások komoly térnyerést mutatnak (Heino et al. 2013). A jelleg alapú vizsgálatok lehetőséget biztosítanak a közösségek összetételének leírására, illetve jellegállapotok sokféleségének értelmezésére (Werger és Sprangers 1982, Feoli és Scimone 1984, Feoli et al. 1984, Podani 1985, Orlóci 1991). Ez utóbbi témakörbe tartozik egyebek mellett a funkcionális diverzitás, mely alatt a diverzitás ökoszisztéma-funkciókat befolyásoló összetevőit értjük (Tilman et al. 1997).

A közösségi mintázatok elemzésére használt módszerek kiválasztása és értelmezése azonban nem egyszerű feladat még akkor sem, ha maguk a módszerek esetenként rendkívül egyszerű matematikai eljárásokat alkalmaznak. Egy kritikus szemléletű kutató számos példát tud felhozni hibás terminológiára, célkitűzésnek nem megfelelő módszer alkalmazására vagy akár az alkalmazott módszer félreértelmezésére (Podani és Schmera 2006, Carvalho et al. 2013, Chen és Schmera 2015, Schmera et al. 2014, 2015, 2018). Mindezek alapján talán nem meglepő, ha folyamatos igény van a már meglévő numerikus ökológiai módszerek kritikai áttekintésére, illetve új módszerek fejlesztésére, hiszen az ökológiai rendszerekről alkotott ismereteink csupán a vizsgált kérdéskörnek megfelelő és egyértelműen értelmezhető eszközrendszer használatával válhatnak valós tudássá.

2. A dolgozat szerkezete és célkitűzései

A dolgozat általános célkitűzése a közösségi mintázatok elemzésére használt, mások és általunk fejlesztett módszerek ismertetése, valamint alkalmazásuk és értelmezésük kritikai bemutatása. Mivel a közösségi ökológia módszereivel foglalkozó közlemények száma napjainkra könyvtárnyi mennyiségű irodalmat foglal magába (pl. Podani 1997, Legendre és Legendre 1998, Tóthmérész 1997, Izsák 2001, Borcard et al. 2011), az ismert módszerek feldolgozása túlmutat mind tudásomon, mind pedig egy ilyen dolgozat adta terjedelmi lehetőségeken. Mindezek figyelembevételével csupán az érdeklődési körömhöz legközelebb álló módszerek közleményekben is megfogalmazott feldolgozására kerül sor.

A dolgozat alapvetően két nagy szerkezeti egységre osztható. Az első szerkezeti egység (3. fejezet) a hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszereket, míg a második szerkezeti egység (4. fejezet) a jelleg alapú módszereket veszi górcső alá. A két módszercsoport között az a különbség, hogy míg a hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszerek csupán egy hely-faj adatmátrixot használnak, addig a jelleg alapú módszerek a hely-faj adatmátrixon túlmenően egy jelleg-faj adatmátrixra is támaszkodnak.

A hely-faj adatmátrixot vizsgáló módszereket bemutató szerkezeti egység (3. fejezet) három alfejezetre bontható. A 3.1-es alfejezet egy metaközösségi mintázatok értelmezésére fejlesztett módszer (*Metaközösségi struktúra elemei módszer vagy röviden EMS módszer - Elements of Metcommunity Structure, EMS framework*, Leibold és Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010) kritikai bemutatását tartalmazza. A 3.1-es alfejezet a következő publikáción alapul:

Schmera D, Podani J, Botta-Dukát Z, Erős T (2018) On the reliability of the Elements of Metcommunity Structure framework for separating idealized metacommunity patterns. **Ecological Indicators** 85: 853-860.

A 3.2-es alfejezet a helypárok vizsgálatán alapuló függvények világába kalauzolja el az olvasót. A hely-faj adatmátrixok tulajdonságainak számszerűsítése rendkívül összetett probléma, hiszen a közösségi mintázatok jelentős változékonyságot mutatnak. A

helyzet ugyanakkor jelentősen leegyszerűsödik, ha csupán két mintavételi helyet vizsgálunk egyszerre, majd pedig a helypárok vizsgálatával kapott értékeket aggregáljuk egyetlen értékke. A helypárok vizsgálatán alapuló függvények ezt a koncepciót követik. A 3.2-es alfejezet a következő publikációkon alapul:

- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. **Oikos** 120: 1625-1638.
- Schmera D, Podani J (2011) Comments on separating components of beta diversity. **Community Ecology** 12: 153-160.
- Podani J, Schmera D (2012) A comparative evaluation of pairwise nestedness measures. **Ecography** 35: 889-900.
- Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D, Podani J (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. **Oikos** 122: 825-834.
- Schmera D, Podani J (2013) Components of beta diversity in hierarchical sampling designs: a new approach. **Ecological Indicators** 26: 126-136.
- Chen Y, Schmera D (2015) Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 112: E7161.
- Podani J, Schmera D (2016) Once again on the components of pairwise beta diversity. **Ecological Informatics** 32: 63-68.

A 3.2-es alfejezet megírása során azzal érvelünk, hogy a közösségi mintázatok értelmezését egyszerűbbé lehet tenni azáltal, hogy helypárok mintázatait külön-külön vizsgáljuk. Sajnálatos módon azonban az érmének van egy másik oldala is. Számos szerző hívta fel a figyelmet arra, hogy a helypárok vizsgálata alapján levont következtetések félrevezetőek lehetnek, ugyanis bizonyos közösségi mintázatok helypáronkénti vizsgálattal nem "érzékelhetőek" (Diserud és Ødegaard 2007, Baselga 2013). Ezért a 3.3-as alfejezet a teljes adatmátrixot vizsgáló (ún. többhelyes) függvények bemutatásáról szól. A 3.3-as alfejezet a következő publikációkon alapul:

- Schmera D (2017) On the operative use of community overlap in analyzing incidence data. **Community Ecology** 18: 117-119.
- Schmera D, Podani J (2018) Through the jungle of methods quantifying multiple-site resemblance. **Ecological Informatics** 44: 1-6.

A dolgozat második nagy egységében (4. fejezet) a jelleg alapú módszerekkel foglalkozunk. Mint ahogy már írtuk, a jelleg alapú vizsgálatok esetén a hely \times faj adatmátrixon túlmenően szükség van egy faj \times jelleg adatmátrixra is. A jelleg alapú elemzések tipikus esete a funkcionális alapú vizsgálatok, mint például a funkcionális diverzitás mérése. Első lépésben (4.1. alfejezet) kiterjesztjük az SDR módszert jelleg alapú elemzésekre. A 4.1-es alfejezet a következő közleményen alapul:

Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, Fortelius M, Borges PAV, Podani J, Schmera D (2014) Partitioning taxon, phylogenetic, and functional beta diversity into replacement and richness difference components. **Journal of Biogeography** 41: 749-761.

A dolgozat további részeiben a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos jelleg alapú vizsgálatokra fogunk koncentrálni. Hasonlóan az eddig már alkalmazott struktúrához, elsőként néhány - a vízi gerinctelenek jelleg alapú vizsgálataival összefüggő - problémát, illetve azok lehetséges megoldásait vázoljuk fel. A 4.2. alfejezet a következő közleményeken alapul:

Schmera D, Podani J, Erős T, Heino J (2014) Combining taxon-by-trait and taxon-by-site matrices for analysing trait patterns of macroinvertebrate communities: a rejoinder to Monaghan & Soares (2014). **Freshwater Biology** 59: 1551-1557.

Schmera D, Podani J, Heino J, Erős T, Poff NL (2015) A proposed unified terminology of species traits in stream ecology. **Freshwater Science** 34: 823-830.

A 4.3. alfejezetben javaslatot teszünk új, a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-mérésére használható módszerekre. A 4.3-as alfejezet a következő közleményeken alapul:

Schmera D, Erős T, Podani J (2009) A measure for assessing functional diversity in ecological communities. **Aquatic Ecology** 43: 157-167.

Schmera D, Podani J, Erős T (2009) Measuring the contribution of community members to functional diversity. **Oikos** 118: 961-971.

Végezetül a dolgozat 4.4-es alfejezetében áttekintést adunk a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásáról. A 4.4-es alfejezet a következő publikáción alapul:

Schmera D, Heino J, Podani J, Erős T, Dolédec S (2017) Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. **Hydrobiologia** 787: 27-44.

A dolgozat 4.3. alfejezete részleges átfedést mutat a következő közleménnyel:

Schmera D (2009) Tegzesegyüttesek szerveződése és diverzitása kisvízfolyásokban. Habilitációs értekezés. Habilitációs értekezés. Debreceni Egyetem.

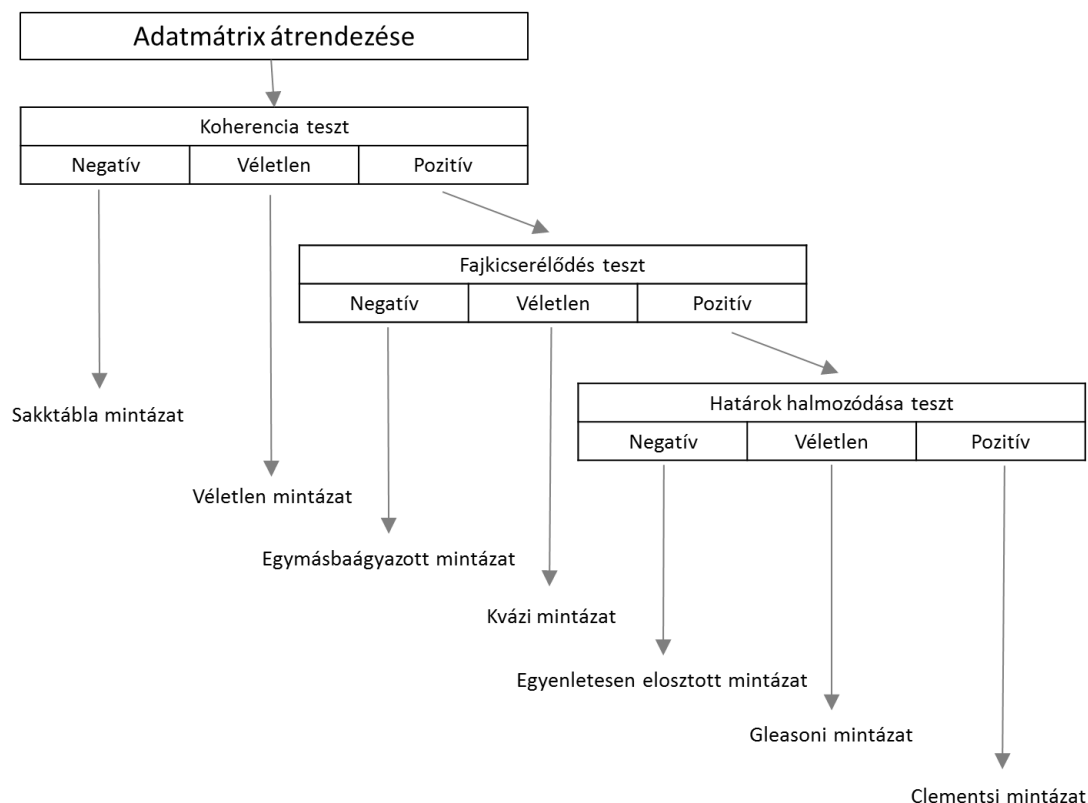
3. Hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszerek

3.1. Közösségi mintázatok tipizálása EMS módszerrel: kritikai megjegyzések

3.1.1. Bevezetés

A metaközösségi elmélet lehetőséget teremt a közösségszerveződés mögöttes mechanizmusainak feltárására (niche-alapú fajválogatás, diszperzió, drift, Leibold 2004, Vellend 2010, Shipley et al. 2012). Néhány metaközösségekkel foglalkozó módszer a közösségi mintázatokot használja a mögöttes mechanizmusok azonosítására. Ezen módszerek közül talán a leggyakrabban alkalmazott a Leibold és Mikkelsen (2002) által javasolt, majd Presley et al. (2010) által továbbfejlesztett "metaközösségi struktúra elemei" módszer, amire az angol nyelvű rövidítésének megfelelően EMS módszerként fogunk hivatkozni.

Az EMS módszer a hely-faj adatmátrix átrendezését követően három tesztet tartalmaz (1. ábra). Az első lépésben az adatmátrix sorait és oszlopait egy korrespondencia elemzés (CoA) első tengelye mentén rendezi. Leibold és Mikkelsen (2002, 241. oldal) szerint a rendezésnek három feladata van: (1) először a fajok kiterjedésében előforduló úgynevezett beágyazott hiányokat minimalizálja (*embedded absences*), (2) másodsorban olyan döntések alapjául szolgál, miszerint az adott közösségi mintázat beágyazott vagy fajkicserélődés által dominált, illetve (3) definiálja a fajok kiterjedésének határait. Következésképpen, az adatmátrix korrespondencia elemzés első tengelye szerinti átrendezésének komoly hatása van a módszer kimenetére. Érdeemes megjegyezni, hogy a hely-faj adatmátrix korrespondencia elemzéssel történő rendezése az EMS módszer javasolt eljárása, azonban lehetőség van a felhasználó által meghatározott adatmátrix-átrendezésre is.



1. ábra: Az EMS módszer működésének sematikus ábrázolása

A módszer első eleme a koherencia teszt. A koherencia mérésére a beágyazott hiányok számát használja, mégpedig úgy, hogy a kapott értéket egy null eloszláshoz hasonlítja. Gotelli (2000) munkája alapján a mintavételi helyek fajkészletét állandó értéken tartó null modellt alkalmaznak (Presley et al. 2010). Ha a koherencia negatív (a beágyazott hiányok száma szignifikánsan nagyobb, mint amit véletlenszerűen várnánk), akkor az EMS módszer sakktábla mintázatot detektál. Ha beágyazott hiányok száma nem különbözik a véletlenszerűen várt értékektől (koherencia teszt véletlen értéket mutat), akkor az EMS módszer véletlen mintázatot jelez. A véletlen mintázat tulajdonképpen egy olyan mintázat, ami nem sorolható be az eddig ismertetett egyetlen idealizált típusba sem. Végezetül, ha a koherencia pozitív (a beágyazott hiányok száma a véletlenhez képest szignifikánsan kisebb), akkor az adatmátrixon le kell futtatni a fajkicserélődési tesztet.

A fajkicserélődési teszt a metaközösségi struktúra módszer második eleme. A fajkicserélődés méréséhez helypáronként megszámloljuk, hogy hányszor cserélődik ki

egy faj egy másik fajra. Ha a fajkicserélődés negatív (a fajkicserélődési események száma a véletlenhez képest kevés), akkor az EMS módszer egymásbaágyazott mintázatot detektál. Ha a fajkicserélődési teszt véletlen értéket mutat, akkor az EMS módszer egy kvázi mintázatot mutat (Presley et al. 2010). Megjegyzendő, hogy a kvázi mintázat egy viszonylag újonnan létrehozott, relatíve kis jelentőségű átmeneti típus, ezért részletes bemutatásával jelen dolgozatban nem foglalkozunk. Végezetül, ha a fajkicserélődési teszt pozitív (a fajkicserélődési események száma a véletlenhez képest nagy), akkor az EMS módszer clementsai, gleasoni vagy egyenletesen elosztott mintázatot detektál.

Az utóbbi három mintázati típus elkülönítésére a határok halmozódása teszt alkalmas. A határok halmozódása teszt az EMS módszer harmadik eleme, ami nem más, mint egy Morisita próba. Ha a fajkiterjedések határai pozitív halmozódást mutatnak (Morisita I értéke szignifikánsan nagyobb, mint 1), akkor az EMS módszer clementsai mintázatot detektál. Ha a fajkiterjedések határai negatív halmozódást mutatnak (Morisita I értéke szignifikánsa kisebb, mint 1), akkor az EMS módszer egyenletesen elosztott mintázatot indikál. Végezetül, ha a határok halmozódása nem tér el a véletlentől (Morisita I nem különbözik szignifikánsan 1-től), akkor az EMS módszer gleasoni mintázatot indikál.

Az EMS módszer az utóbbi néhány évben jó néhány kritikai észrevételt kapott. Gotelli és Ulrich (2012) például megemlíti, hogy a koherencia teszt által vizsgált fajok szegregációja és aggregációja "ugyanannak az érmének a két oldala lehet", illetve hogy az adatmátrix átrendezése véleményük szerint nem változtatja meg a faj-előfordulási mátrix belső struktúráját. A szerzőpáros azt is megjegyezte, az egymásbaágyazott és a fajok kicserélődését mutató mintázatok (egyenletesen elosztott, gleasoni és clementsai) nem szükségszerűen egymást kölcsönösen kizáró lehetőségek, mint ahogy azt az EMS módszer fajkicserélődési tesztje alapján feltételeznénk. A szerzőpáros egy későbbi cikkben megemlíti (Ulrich és Gotelli 2013), hogy az EMS módszerben megadott három teszt (koherencia, fajkicserélődési és határok halmozódása) esetleges korrelációja esetén nem biztos, hogy minden mintázat megvalósulhat.

Ezen kritikai megjegyzések azonban nem tántorították el a közösségi ökológusokat a módszer használatától, hiszen azt egyre gyakrabban alkalmazzák mind a szárazföldi és

a vízi életközösségek vizsgálatára. Ráadásul semmilyen információ nem áll rendelkezésünkre azzal kapcsolatban, hogy vajon a módszer megbízhatóan választja-e el egymástól az idealizált közösségi mintázatokat.

3.1.2. Módszerek

Első lépésben áttekintjük az EMS módszer által alkalmazott fogalmakat, illetve azok értelmezését, majd pedig megvizsgáljuk az egyes eljárások működési jellemzőit.

A következő függvényeket használtuk: beágyazott hiányok száma (a koherencia teszt mérőszáma, Leibold és Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010), egymást kölcsönösen kizáró fajpárok száma (Diamond 1975), fajkicserélődés mértéke (fajkicserélődési teszt függvénye, Leibold és Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010). Mivel az EMS módszer nem definiált egymásbaágyazottsági függvényt, ezért mi két, általánosan elfogadott függvényt alkalmaztunk. Az első a relativizált egymásbaágyazottsági függvény (N_{rel} , Podani és Schmera 2011), míg a másik a NODF index (Almeida-Neto et al. 2008) helysorrendtől független indexe, amit $NODF_{max}$ -nak fogunk nevezni (Podani és Schmera 2012, Ulrich és Almeida-Neto 2012).

Vizsgáltuk a függvények reakcióit különböző adatmátrixok esetén, illetve abban az esetben is, amikor a függvények értékeit null elosztásokhoz hasonlítjuk. Az alaposabb vizsgálat kedvéért kéthelyes adatmátrixok segítségével vizsgáltuk a függvények által kapható eredmények összefüggését úgynevezett véletlen paraméteres módszerekkel (random parameter approach, Chao et al. 2012, Baselga és Leprieur 2015). Az első módszer szerint feltételeztük, hogy a két hely közös fajainak száma (a), a csak az első helyen előforduló fajok száma (b), illetve a csak a második helyen előforduló fajok száma (c) egy 0 és 100 között változó uniform eloszlásból származik. Generáltunk 50000 véletlen a , b és c értéket, majd eltávolítottuk a fajok jelenléte nélküli helyeket tartalmazó adattáblákat. A második módszer szerint feltételeztük, hogy 200 fajt kell elosztanunk az a , b és c betűvel jelölt, előzőekben ismertetett 3 halmazban. Létrehoztuk az összes lehetséges esetet, majd eltávolítottuk a fajok jelenléte nélküli helyeket tartalmazó adattáblákat.

Az eddigieken túlmenően létrehoztunk minden olyan lehetséges adatmátrixot, amiben 4 hely 4 fajt tartalmaz (a degenerált adatmátrixokat töröltük). Habár a 4×4-es adatmátrixok lehetővé teszik a mátrix összes lehetséges állapotának vizsgálatát, méretük miatt azonban kevésbé alkalmasak null modell tesztek futtatására. Ezért létrehoztunk 10000 véletlenül létrehozott adatmátrixot, melyek 10 helyet és 10 fajt tartalmaznak (a degenerált mátrixokat kihagytuk). Ezeket 10×10-es adatmátrixoknak fogjuk nevezni. A 10×10-es mátrixokat null modell tesztekben vizsgáltuk. Minden egyes mátrixhoz generáltunk 1000 darab null (adat)mátrixot. Ugyan a null mátrixok létrehozásának módja jelentősen befolyásolja a tesztek kimenetét (Gotelli és Ulrich 2012, Ulrich és Gotelli 2013, Strona et al. 2018), mi csak a Dallas (2014) által javasolt "r1" módszert alkalmaztuk. A p értéket (elsőfajú hiba becsült valószínűsége) azon null mátrixok száma alapján számoltuk, amelyek a vizsgált mérőszámmal megegyező vagy annál extrémebb értéket vettek fel. Kétoldalú tesztet alkalmaztunk $\alpha=0,05$ értékkel. Jaccard hasonlóságot használtunk (Jaccard 1912) két null modell teszt hasonlóságának mérésére.

Zajtesztet (*noise test*, Gotelli 2000, Podani és Schmera 2012) alkalmaztunk annak tisztázására, hogy az EMS módszer mennyire érzékeny az adatmátrixban megjelenő "zaj" növekedésére. 20×20-as tökéletesen strukturált egymásbaágyazott, gleasoni, egyenletesen elosztott és clements mintázatból indultunk ki (a sakktábla mintázatot tudatosan kihagytuk). A vizsgált mintázatokat kiindulási mintázatnak tekintettük (0. lépés, 0% zaj), majd fokozatosan növeltük a mátrixban meglévő zajt a következő módszerrel: első lépésben (5% zaj) 20 pár véletlenszerűen kiválasztott cella értéket cseréltünk ki (az eljárást teljes randomizációs modellnek nevezzük, Podani és Schmera 2012). A második lépésben (10% zaj) az adatmátrix 40 pár véletlenül kiválasztott cellájának értékét cseréltük ki. Teljesen véletlen mátrixot (100% zaj) 20 lépés után értünk el. A degenerált mátrixokat minden esetben kihagytuk. Minden egyes lépést 100 véletlen ismétlésben végeztünk el. Következésképpen, az EMS módszert 21 lépésben vizsgáltuk (a 0. lépéstől a 20. lépésig) úgy, hogy minden lépést 100-szor ismételtünk meg. A zajteszt kimeneteként az EMS módszer által detektált közösségi mintázatok előfordulási gyakoriságát kaptuk növekvő zaj (0%-tól 100%-ig) függvényében. Az ideális esetben alacsony zajszintnél a módszer legnagyobb gyakorisággal a kiindulási mintázatot indikálja. Köztes zajszintnél a kiindulási mintázat kimutatott gyakorisága csökken, míg a véletlen mintázaté nő. Magas zajszintnél viszont

a véletlen mintázat gyakoriságának kell a legnagyobbnak lenni. Ha a módszer a kiindulási mintázatot még alacsony zajszintnél sem mutatja, akkor a módszer másodfajú hibára érzékeny. Ha azonban a módszer a kiindulási mintázatot detektálja még magas zajszinten is, akkor a módszer elsőfajú hibára érzékeny.

A számításokat R környezetben végeztük (R Core Team 2016) a *gtools* (Warnes et al. 2015), *metacom* (Dallas 2014) és *ca* (Nenadic és Greenacre 2007) programcsomagokkal.

3.1.3. Helyek és fajok sorrendjének átrendezése

A függvények definíciójából következik, hogy az adatmátrixban a helyek és a fajok sorrendje befolyásolja a beágyazott hiányok számát (sorrendfüggő függvény), ugyanakkor nem befolyásolja a fajkicserélődések számát (sorrendfüggetlen függvény). Az adatmátrixban a helyek sorrendje befolyásolja a fajkiterjedések határainak halmozódását (helysorrendfüggő függvény).

A valós környezeti gradiensek hatásának vizsgálata a felhasználó által meghatározott adatmátrix-átrendezés tipikus esete. Az EMS módszer lehetőséget biztosít a felhasználó által meghatározott adatmátrix-átrendezésre, azonban nem hangsúlyozza a fajok sorrendjének szerepét. Mivel a koherencia teszt nem csak a helyek, hanem a fajok sorrendjére is érzékeny, ezért a felhasználó által meghatározott adatmátrix-átrendezésnek komoly hátulütői lehetnek. Ezért, amennyiben a felhasználó határozza meg az adatmátrix sorainak és oszlopainak sorrendjét, akkor nem csak a helyek, hanem a fajok sorrendjének megadására is szükség van a módszer reprodukálható alkalmazásához.

Az EMS módszer kifejlesztői a korrespondencia elemzés első tengelye által meghatározott hely és fajsorrend alkalmazását javasolják. Ebben az esetben viszont el kell tekintenünk a valós környezeti gradiensek hatásának vizsgálatától, és csupán a "mátrixon belüli adatstruktúrával" foglalkozhatunk. Összetett adatstruktúrák esetén azonban, a korrespondencia elemzés első tengelye nem szükségszerűen magyaráz a további tengelyek által magyarázott varianciánál lényegesen többet. Más szavakkal

kifejezve, a korrespondencia elemzés első tengelye a közösségi variáció *egy jelentős*, de nem szükségszerűen *az egyetlen* jelentős varianciát magyarázó tengelye. Következésképpen, az eltérő tengelyek használata az adatstruktúra más-más aspektusát emelheti ki. Ezzel nem azt akarjuk mondani, hogy a korrespondencia elemzés első tengelye mentén történő rendezés egy rossz választás, csupán hangsúlyozzuk, hogy további vizsgálatokra lehet szükség az adatstruktúrától függően.

Végezetül, habár a korrespondencia elemzés az egyik leggyakrabban alkalmazott ordinációs módszer az ökológiában, sajnos vannak korlátai is. Ilyen korlát például az, amikor az adatmátrix olyan egyfajos közösségeket tartalmaz, melyek csak egy helyen találhatók (egyedi fajok esete), akkor a helyek, illetve a fajok átfedésének hiánya miatt az adatmátrix sorait és oszlopait nem lehet egyértelmű módon sorrendbe tenni. A programcsomagok az ilyen adatmátrixokat egy önkényes döntés alapján rendezik sorrendbe (1. Keretezett anyag).

1. Keretezett anyag: Az egyedi fajokat tartalmazó adatmátrix sorainak sorrendje	
Adatmátrix (helyek sorokban, fajok oszlopokban)	
100	
010	
001	
Programcsomagok (R környezetben) és az általuk megadott helyek sorrendje:	
vegan::cca	nem működik
ca:ca	1, 2 és 3
ade4:dudi.coa	2, 1 és 3
MASS:corresp	3, 1 és 2

Következésképpen, a különböző programcsomagok különféleképpen rendezik az adatmátrixot, így nem tekinthetjük az eljárást egy "standardizált módszernek", mint ahogy azt Presley et al. (2010) állítják. Bár a terepökológusok érvelhetnek úgy, hogy valós adatmátrixok ritkán tartalmaznak ilyen speciális eseteket, nekünk három okunk is van a helyzet megvitatására. Egyrészt, legalább a felhasználónak tisztában kell lennie a módszer korlátaival. Másodszor, az egyedi fajokat tartalmazó egyfajos közösségeket nem tekinthetjük a valóságban biztosan elő nem fordulónak. Harmadsorban pedig, az EMS módszer által használt sakktábla mintázat erős kapcsolatot mutat az egyedi fajokat tartalmazó egyfajos közösségekkel (következő fejezet).

3.1.4. A sakktábla mintázat különböző jelentései

Mivel az EMS módszer a koherencia teszt segítségével kívánja elkülöníteni a sakktábla mintázatot a véletlen-, valamint az egyéb mintázatoktól, az első lépésben vizsgáljuk meg a sakktábla mintázat jelentését. Diamond (1975) javasolta elsőként a "sakktábla eloszlást" olyan egymással versengésben lévő fajták esetében, amelyek a Diamond által vizsgált szigeteken egymás jelenlétét kölcsönösen kizárták. Könnyen megjeleníthető egy ilyen adatmátrix (\mathbf{M}_1), amelyben a helyek (vagy közösségek) a sorok és a fajok az oszlopok:

$$\mathbf{M}_1 = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Nagyon fontos hangsúlyozni, hogy Diamond eredeti sakktábla eloszlása a fajták eloszlására utal, és a vizsgált közösség "sakktábla jellegét" a sakktábla fajták számával (vagyis olyan fajták száma, melyek előfordulása egymással nem fed át) szokták kifejezni (de lásd ellentétes példákat Stone és Roberts 1990, 1992, valamint Gotelli 2000 munkáiban). Mindezekkel összhangban, illetve az EMS módszer szellemében (Presley et al. 2010) sakktábla mintázatnak fogjuk nevezni azokat a bináris adatokat tartalmazó adatmátrixokat, amelyekben a sakktábla fajták száma magas (Stone és Roberts 1990). Ez a definíció azt jelenti, hogy bármely bináris adatot tartalmazó adatmátrixot nevezhetünk sakktábla mintázatnak, függetlenül az adatmátrix sorainak és oszlopainak sorrendjétől.

Almeida-Neto et al. (2008) "sakktáblának" nevezte azt a bináris adatmátrixot, amelyben az 1-es értékek csupán és kizárólag az egymással átlósan szomszédos cellákban találhatók, míg a többi cella 0 értéket tartalmaz (\mathbf{M}_2):

$$\mathbf{M}_2 = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Mivel ezt az adatmátrixot elsősorban megjelenítési célból használják, ezért *megjelenített sakktábla mintázat*ként fogunk rá hivatkozni. A megjelenített sakktábla mintázatot gyakran használják példa adatmátrixként (Podani és Schmera 2011, Ulrich és Gotelli 2013). Mivel a közösségi ökológia eszköztárának legtöbb módszere nem érzékeny a helyek és a fajok sorrendjére, legtöbbjük nem képes a megjelenített sakktábla mintázat egyedi jellegét felismerni. Ismert példa a kompartment mintázat, amely első ránézésre jelentősen különbözik a megjelenített sakktábla mintázattól, azonban ha a fajok és helyek sorrendje nem számít, akkor ezen mintázatok nem különböznek (Podani és Schmera 2011, Ulrich és Gotelli 2013).

Nem hagyhatjuk azonban figyelmen kívül Connor et al. (2013) megjegyzéseit a sakktábla mintázatról. A szerzők azzal érvelnek, hogy a sakktábla metafora két faj egymást kölcsönösen kizáró megjelenésére utal olyan szigetek vizsgálata esetében, ahol egy szigeten csak az egyik vagy csak a másik faj (A vagy B faj) fordul elő úgy, hogy a betűk pozíciója a vizsgált szigetek egymáshoz viszonyított pozícióját jellemzi. Ezek szerint, ha egy 16 szigetet tartalmazó szigetcsoport térben egy szabályos 4×4-es elrendeződést mutat, valamint a két vizsgált faj (A és B) sakktábla mintázatot mutat, akkor a következő kép fogad minket:

$$\begin{bmatrix} A & B & A & B \\ B & A & B & A \\ A & B & A & B \\ B & A & B & A \end{bmatrix}$$

Connor et al. (2013) azt is hangsúlyozta, hogy a sakktábla metafora nem szándékozik megjeleníteni a fajok jelenlét/hiányát bemutató hely-faj előfordulási adatmátrixot (\mathbf{M}_2), ezért az \mathbf{M}_2 -hez hasonló adatmátrixok egyéb véleményekkel ellentétben (Almeida-Neto et al. 2008, Podani és Schmera 2011, Ulrich és Gotelli 2013) nem tekinthetők "valódi" sakktábla mintázatnak.

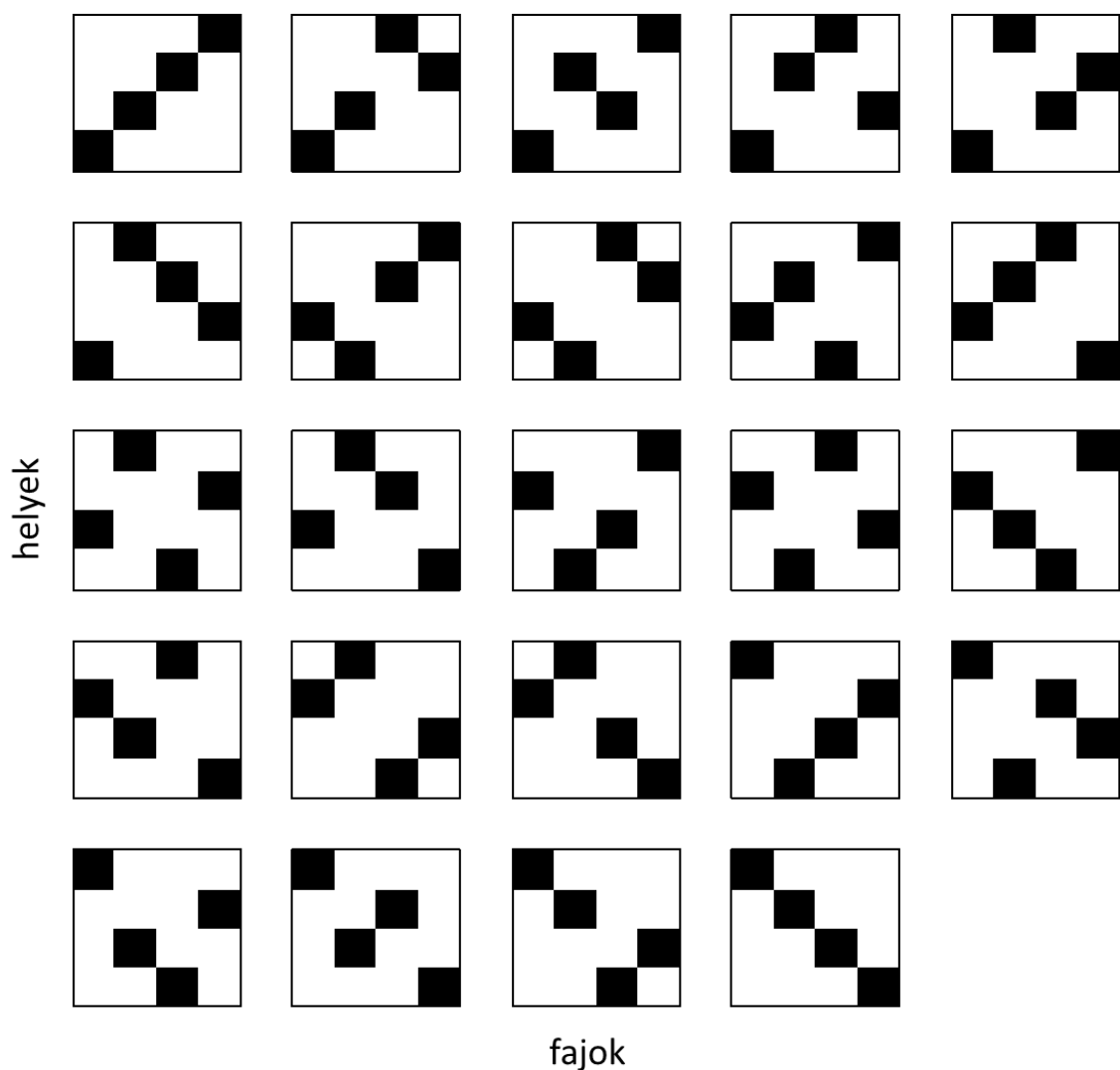
Connor et al. (2013) rámutatott ugyanakkor arra is, hogy Diamond sakktábla mintázata nem csak a fajpárok szigetekeken tapasztalt egymás kölcsönös kizárását jelenti, hanem magába foglalja a fajok átfedő elterjedési területét is. Ha nincs információnk a fajok

elterjedési területéről, akkor az egymást kölcsönösen kizáró mintázat nem szükségszerűen a versengés meglétét indikálja, hiszen a tapasztalt mintázat a vizsgált fajok nem átfedő elterjedési területét is magyarázhatja. Következésképpen, a jelenlét-hiány adatmátrixok önmagukban nem alkalmasak Diamond (1975) eredeti ötletének tesztelésére, hiszen az adatmátrix celláinak nincs geometriai pozíciója, illetve a mátrix nem tartalmaz információt a fajok elterjedési területéről. A helyzet tisztázására Connor et al. (2013) a *valós sakktábla mintázat* használatát javasolta olyan fajpárok mintázatára, melyek soha nem fordulnak elő ugyanazon a szigeten, illetve amikor a szigeteken a fajok egymást felváltva jelennek meg.

Összefoglalva: három "sakktábla" mintázatot különböztetünk meg. *Sakktábla mintázat*nak fogjuk tekinteni az olyan bináris adatmátrixot, amely jelentős számú egymást kölcsönösen kizáró fajpárt tartalmaz. *Megjelenítetett sakktábla mintázat*ként fogunk hivatkozni bináris adatmátrixokra, amelyekben az 1-es értékek csupán és kizárólag az egymással átlósan szomszédos cellákban találhatók, míg a többi cella 0 értéket tartalmaz. Végezetül *valós sakktábla mintázatra* Connor et al. (2013) definíciója szerint fogunk hivatkozni.

A fentiek figyelembevételével az EMS módszer (Presley et al. 2010) sakktábla mintázattal foglalkozik annak ellenére, hogy egyes kutatók a megjelenítetett sakktábla mintázatot is kapcsolatba hozták vele (Tonkin et al. 2017).

A vizsgált 41503 darab 4×4-es adatmátrix esetében az egymást kölcsönösen kizáró fajpárok legnagyobb értékét (6) akkor és kizárólag akkor kaptuk, amikor minden egyes hely csak egyetlen egyedi fajt tartalmazott (2. ábra). Ezen eredmények azt sugallják, hogy ha a sakktábla mintázat jellegét az egymást kölcsönösen kizáró fajpárokkal mérjük, akkor az egyetlen egyedi fajokat tartalmazó helyek határozzák meg leginkább a mintázat sakktábla karakterét. Azonban az ilyen adatmátrixok korrespondencia elemzéssel történő rendezése egy önkényes döntés függvénye.

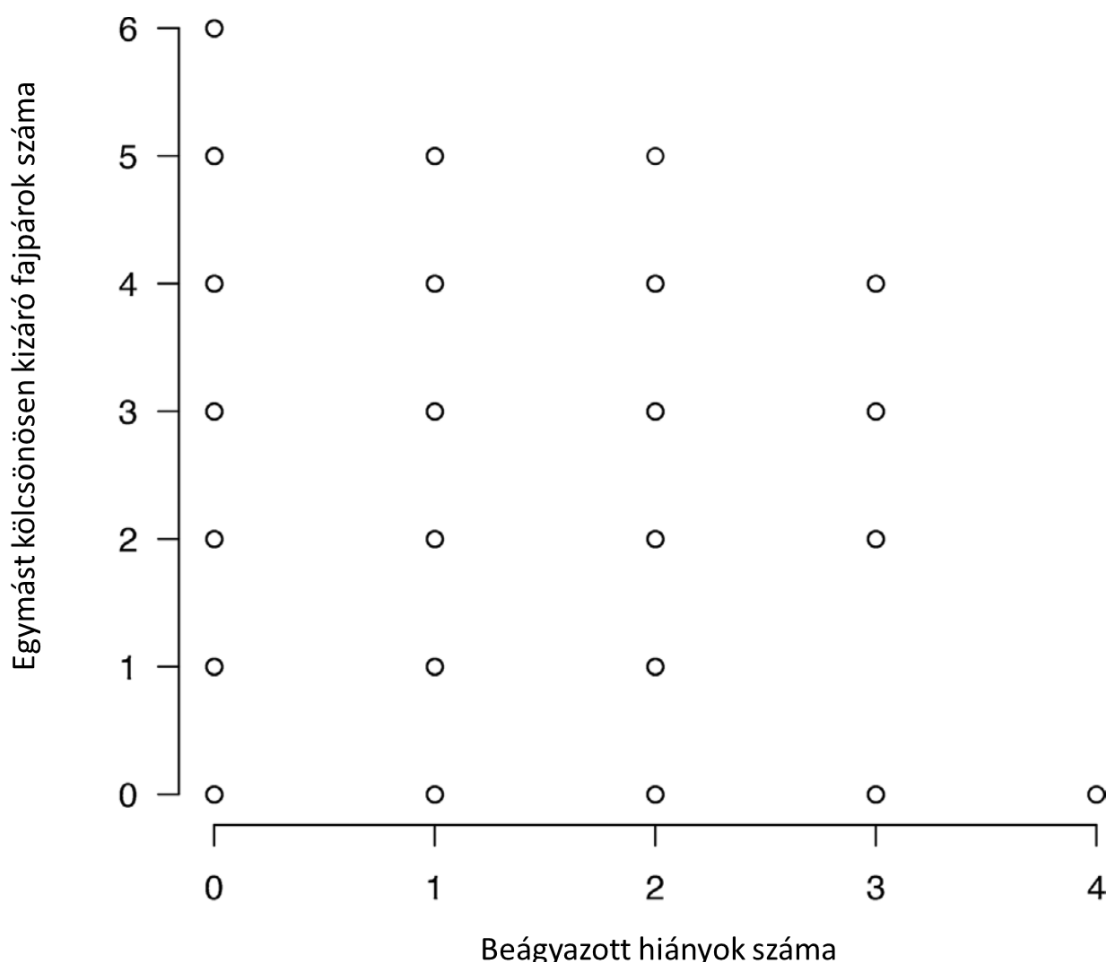


2. ábra: Az összes lehetséges legnagyobb (6) egymást kölcsönösen kizáró fajpárokkal jellemezhető 4×4-es bináris adatmátrix. A négyzet jelenlétet jelöl.

3.1.5. Koherencia teszt

Az EMS módszer fejlesztői szerint a jelentős számú beágyazott hiány (negatív koherencia) sakktábla mintázatot indikál (egymást kölcsönösen kizáró fajok magas számát). Ha megvizsgáljuk azokat a 4×4-es adatmátrixokat, amelyekben a legnagyobb az egymást kölcsönösen kizáró fajok száma (2. ábra), akkor azt tapasztaljuk, hogy ezek a mátrixok nem tartalmaznak beágyazott hiányokat. A két változó esetleges összefüggésének vizsgálatára ábrázoltuk az egymást kölcsönösen kizáró fajpárok számát (sakktábla mintázat fokmérője) a beágyazott hiányok számának függvényében a 41503 mátrix esetében (3. ábra). Az ábra azt mutatja, hogy a beágyazott hiányok

magas száma nincs negatív összefüggésben az egymást kölcsönösen kizáró fajok számával. Továbbá, a legtöbb egymást kölcsönösen kizáró fajpárral jellemezhető mátrix (2. ábra) nem tartalmaz beágyazott hiányokat, illetve a legnagyobb számú beágyazott hiányokat tartalmazó mátrixok nem tartalmaznak egymást kölcsönösen kizáró fajpárokat.



3. ábra: A beágyazott hiányok száma és az egymást kölcsönösen kizáró fajpárok számának összefüggése 41503 4×4-es adatmátrix esetében.

A 10×10-es adatmátrixok vizsgálata során azt találtuk, hogy 303 mátrix esetében volt kimutatható a beágyazott hiányok szignifikánsan magas száma (negatív koherencia), így az EMS módszer szerint ezek a mátrixok sakktábla mintázatot mutattak. Amennyiben azt vizsgáltuk, hogy az egymást kölcsönösen kizáró fajpárok száma mely mátrixok esetében magas szignifikánsan, akkor 66 mátrixot kaptunk, amelyek közül 15 mátrix jelent meg szignifikánsan a koherencia tesztben is. Mindez azt jelenti, hogy

4,24% (Jaccard hasonlóság = 15 mátrix szignifikáns mindkét tesztben / 364 mátrix szignifikáns vagy az egyik, vagy mindkettő tesztben) a hasonlóság a koherencia teszt és az egymást kölcsönösen kizáró fajpárokon alapuló sakktábla mintázat detektálásában. Tehát a beágyazott hiányok száma nem tekinthető a sakktábla mintázat indikátorának.

3.1.6. A fajkicserélődés definíciója és tesztje

Az EMS módszer feltételezi, hogy a fajkicserélődés és az egymásbaágyazottság két egymással ellentétes mintázat (Leibold és Mikkelsen 2002). Ennek alapján feltételezhető, hogy ha alacsony fokú egymásbaágyazottságot tapasztalunk, akkor a fajkicserélődés jelentős lesz, ugyanakkor magas fokú egymásbaágyazottság esetén a fajkicserélődés csupán kismértékű. Az egymásbaágyazottság és a fajkicserélődés összefüggésének megértéséhez vizsgáljuk meg a következő példát (a helyek sorokban, míg a fajok oszlopokban vannak):

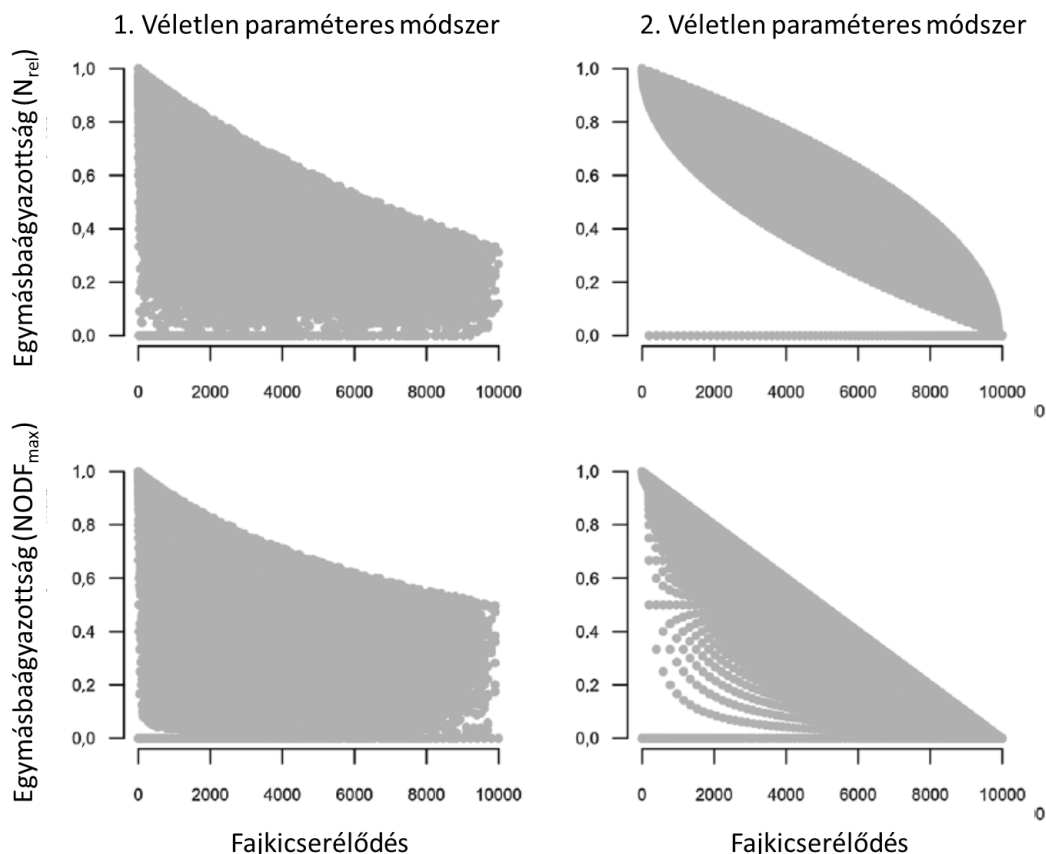
```
1000000000
0111111111
```

Presley et al. (2010) a fajkicserélődés mérésére olyan függvényt használt, ami megmutatja, hogy az első hely egyedi fajait hányszor lehet lecserélni a második hely egyedi fajaira. Ez a függvény $b \times c$, ahol b a csak az első helyen előforduló fajok száma, míg c a csak a második helyen előforduló fajok száma. A mi vizsgált esetünkben ez az érték 9. Megjegyzendő, hogy egy 2×10 -es előfordulási mátrix esetén a maximális fajkicserélődés 25 (5×5). Következésképpen, a példánkban bemutatott fajkicserélődés az elméleti maximum 36%-a. Vizsgáljuk meg a példa adatmátrix egymásbaágyazottsági értékét is! Habár az egymásbaágyazottságnak számos mérési módszere létezik (az EMS módszer nem definiál egyetlen függvényt sem), minden egyes módszer egyetért abban, hogy ha a két helynek nincsenek közös fajai, akkor a két hely fajkészletének egymásbaágyazottsága nulla (Ulrich et al. 2009, Podani és Schmera 2012). Következésképpen, a mellékelt példa egy olyan esetet mutat be, amikor alacsony fajkicserélődési érték az egymásbaágyazottság teljes hiányával jelenik meg.

Mielőtt részletesen megvizsgáljuk az egymásbaágyazottság és a fajkicserélődés kapcsolatát, érdemes néhány szót szentelni a fajkicserélődés Presley et al. (2010) által alkalmazott méréséről, hiszen az jelentősen eltér a fajkicserélődés egyéb függvényeitől

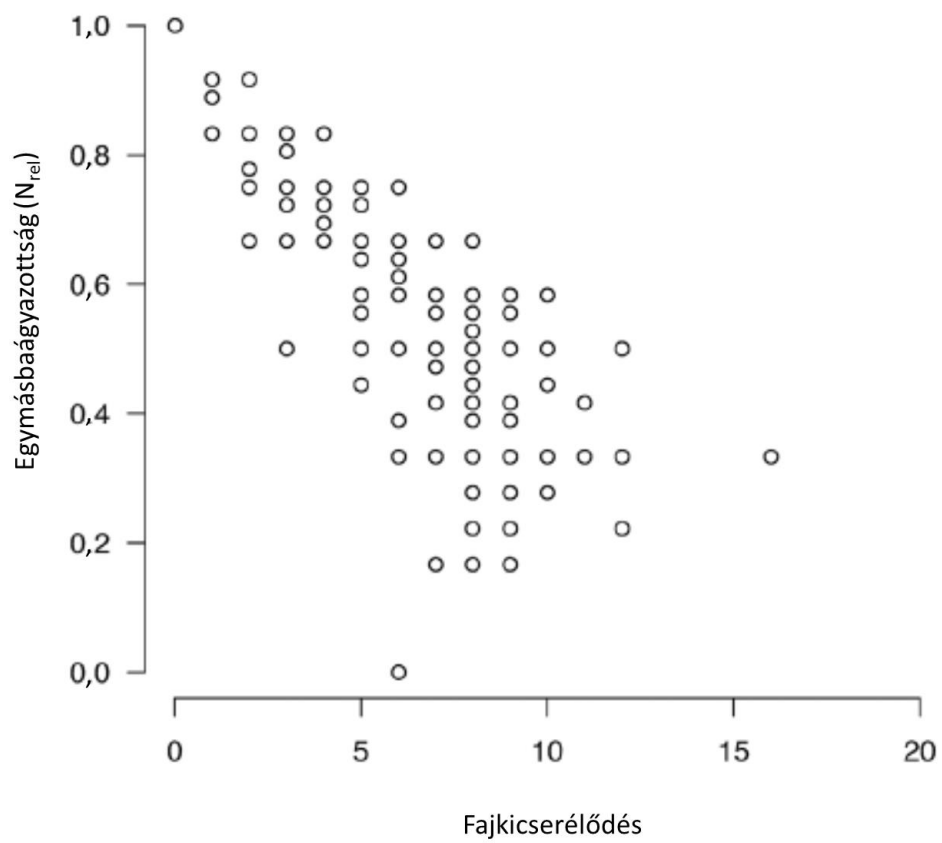
(Tuomisto 2010, Anderson et al. 2011, Gotelli és Ulrich 2012). Ugyan nem akarjuk azt állítani, hogy a függvény nem a fajkicserélődést méri, azonban fontosnak tartjuk hangsúlyozni, hogy további vizsgálatok szükségesek a függvény tulajdonságainak megismeréséhez.

Véletlen paraméteres módszerekkel azt vizsgáltuk, hogy milyen a fajkicserélődés és az egymásbaágyazottság kapcsolata két hely vizsgálata esetén (4. ábra). Az egymásbaágyazottsági függvény és a véletlen paraméteres módszer bármely kombinációja azt mutatja, hogy magas fajkicserélődés általában alacsony egymásbaágyazottsággal párosul. Azonban az alacsony fajkicserélődési érték az egymásbaágyazottság széles tartományát foglalja magába. Ezek alapján feltételezhetjük, hogy az egymásbaágyazottság és a fajkicserélődés nem szükségszerűen egymást kizáró mintázat.

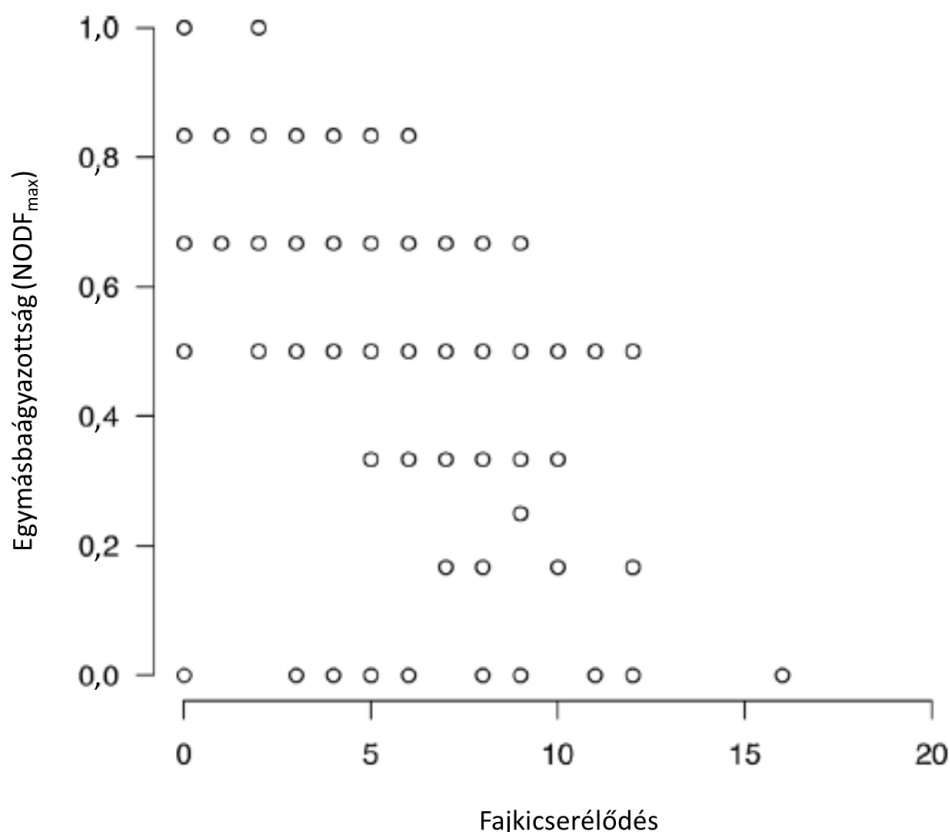


4. ábra: A fajkicserélődés (vízszintes tengely) és az egymásbaágyazottság (függőleges tengely) kapcsolata helypárok vizsgálata esetén. A felső sorban az egymásbaágyazottságot az N_{rel} függvénnyel mértük, míg az alsó sorban a $NODF_{max}$ függvénnyel. A bal oldali ábrák az 1. véletlen paraméteres módszer eredményeit, míg a jobb oldali ábrák a 2. véletlen paraméteres módszer eredményeit mutatják be.

Amikor a 4×4-es adatmátrixok használatával hasonlítjuk össze az egymásbaágyazottságot (N_{rel} függvénnyel mérve) és a fajkicserélődést, akkor egy erős negatív korrelációt kapunk ($r = -0,860$, 5. ábra). Habár az alacsony fajkicserélődési értékek magas egymásbaágyazottságot mutatnak, a magas fajkicserélődés nem szükségszerűen indikál alacsony egymásbaágyazottságot. Ha az egymásbaágyazottságot a $NODF_{max}$ függvénnyel mérjük (6. ábra), a korreláció kevésbé negatív ($r = -0,641$), illetve az alacsony egymásbaágyazottsági érték széles fajkicserélődési értékekkel párosul.



5. ábra: A fajkicserélődés és az N_{rel} függvénnyel mért egymásbaágyazottság kapcsolata 4×4-es adatmátrixok vizsgálata esetén



6. ábra: A fajkicserélődés és az NODF_{max} függvénnyel mért egymásbaágyazottság kapcsolata 4×4-es adatmátrixok vizsgálata esetén

A 10 × 10-es adatmátrixok vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy 421 mátrix mutatott szignifikánsan magas fajkicserélődést. Ha az egymásbaágyazottságot az N_{rel} függvénnyel mértük, akkor 433 mátrix mutatott szignifikánsan alacsony egymásbaágyazottságot. Ha az egymásbaágyazottságot a NODF_{max} függvénnyel mértük, akkor pedig 296 mátrix mutatott szignifikánsan alacsony egymásbaágyazottságot. Ezen értékek az N_{rel} függvény estében 23,59%-os, míg a NODF_{max} függvény esetében 5,60%-os hasonlóságot jelentenek a fajkicserélődés függvénye által adott eredménnyel. Következésképpen, a magas fajkicserélődés nem szükségszerűen jár együtt alacsony egymásbaágyazottsági értékkel.

3.1.7. Határok halmozódása teszt

Induljunk ki abból, hogy a clements, a gleasoni és az egyenletesen elosztott mintázat csak valós környezeti gradiens mentén vizsgálható (Clements 1916, Gleason 1926,

Tilman 1982, Shipley és Keddy 1987). Nyilvánvaló, hogy a korrespondencia elemzés által definiált "mátrixon belüli adatstruktúra" nem felel meg ennek a követelménynek. A felhasználó által meghatározott helyek sorrendje lehetővé teszi a valós gradiensek vizsgálatát. Ez a lehetőség azonban komoly problémát okoz a koherencia teszt esetében használt beágyazott hiányok számszerűsítésében. Következésképpen az a véleményünk, hogy a határok halmozódása tesztet nem lehet az EMS módszer által megjelölt módon futtatni.

3.1.8. Tesztek sorozata

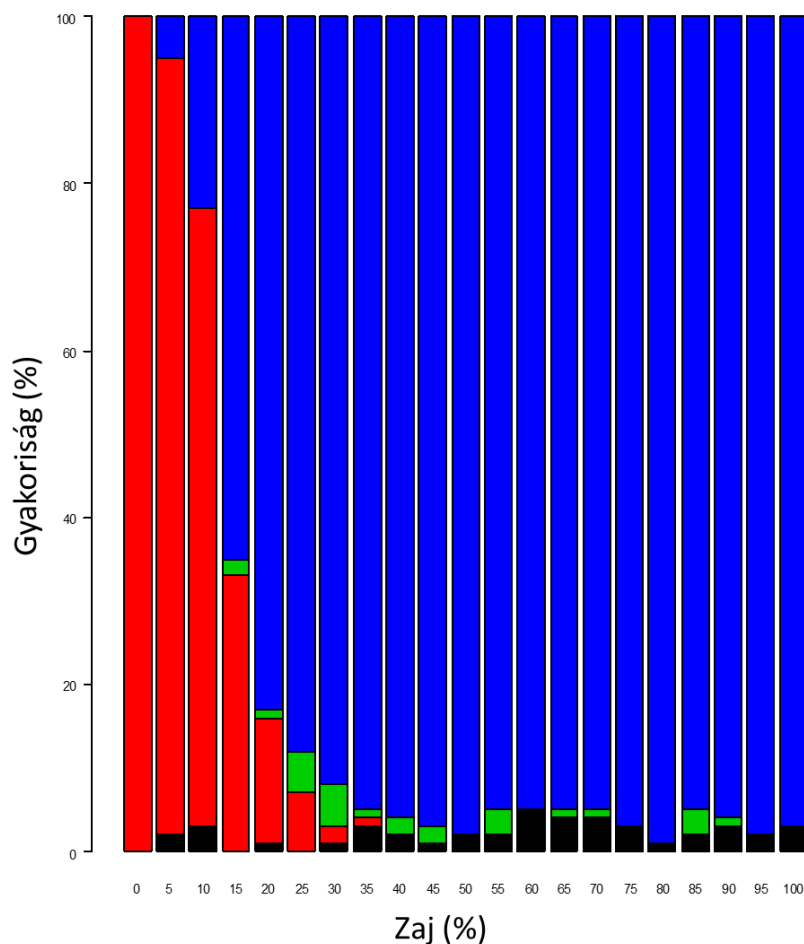
Az EMS módszer három tesztet foglal magába (koherencia, fajkicserélődés és határok halmozódása). Ha feltételezzük, hogy a három teszt egymástól független, akkor egyes mintázatok detektálási valószínűsége különböző. Konkrétabban, ha 5%-os szignifikancia tesztet alkalmazunk, akkor egy mintázat 2,5%-ban bizonyul sakktábla, 95%-ban véletlen, 0,0626%-ban ($2,5\% \times 2,5\%$) egymásbaágyazott, 0,0015625%-ban ($2,5\% \times 2,5\% \times 2,5\%$) egyenletesen elosztott vagy clements, illetve 0,05937%-ban ($2,5\% \times 2,5\% \times 95\%$) gleasoni mintázatnak az EMS módszer által meghatározott tesztek sorozatában.

Ha feltételezzük, hogy a tesztek nem függetlenek, akkor a korábbi tesztek kimenete meghatározhatja egy későbbi teszt kimenetét, vagy a korábbi teszt ökológiai jelentése alapján úgy ítéltjük meg, hogy további tesztre nincs szükségünk. Leibold és Mikkelsen (2002) "a fajkicserélődés és a határok halmozódása csak pozitív koherencia esetén értelmezhető" állítása alapján feltételezhetjük, hogy a koherenciának kiemelt szerepe lehet a metaközösségek szerveződésében. Sajnos ezt azonban egyetlen érveléssel sem támasztják alá.

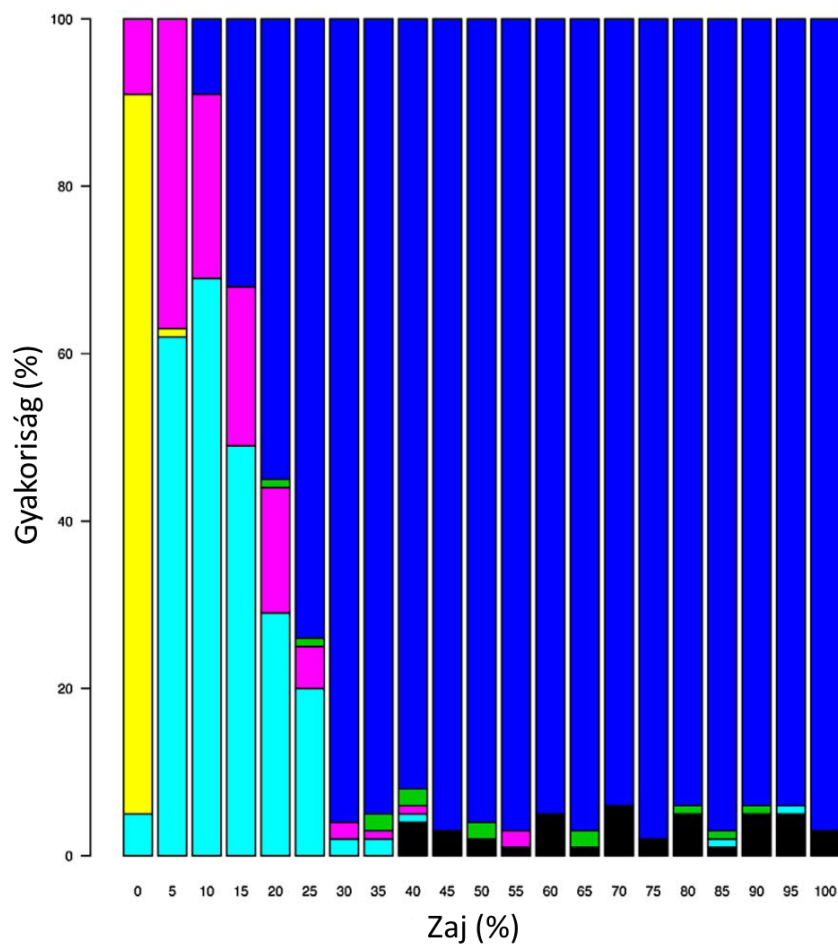
3.1.9. Zajteszt

A zajtesztjeink kimutatták, hogy a különböző idealizált mintázatok kimutatásának megbízhatósága jelentősen különbözik (7-10. ábrák). Például az egymásbaágyazott mintázat legalább 50%-os detektálásához a zajnak 15% alatt kell lennie (7. ábra). Ugyanez az érték az egyenletesen elosztott mintázat esetén 5% (8. ábra), a clements mintázat esetén 25% (9. ábra), míg a gleasoni mintázat esetén 5% alatt van (10. ábra).

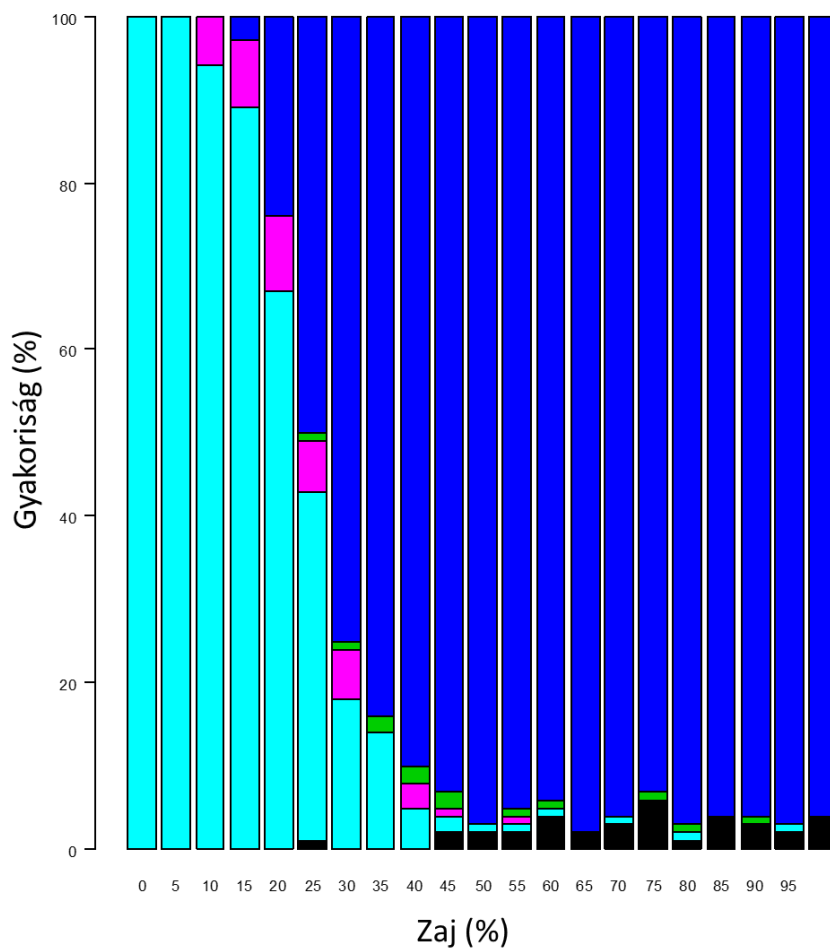
Ezen eredmények magyarázattal szolgálnak arra, hogy miért találtak az EMS módszer alkalmazói a leggyakrabban clementsai mintázatot, és mi lehet az oka annak, hogy gleasoni mintázat ritkán fordult elő. További érdekes eredmény, hogy az egyenletesen elosztott mintázatot még 5%-os zajnál sem sikerült kimutatni.



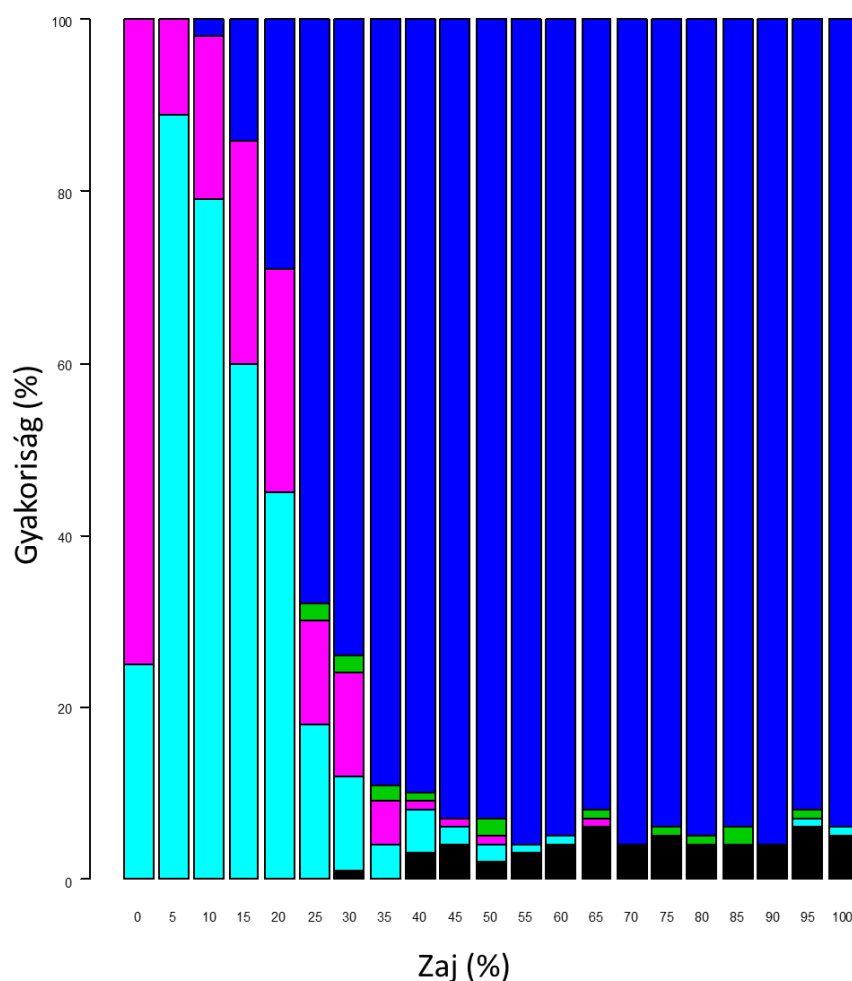
7. ábra: Az EMS módszer által indikált mintázatok gyakorisága (függőleges tengely), ahol az egymásbaágyazott mintázatot növekvő zajnak tesszük ki (vízszintes tengely). A színek a következő mintázatoknak felelnek meg: piros: egymásbaágyazott, kék: véletlen, zöld: kvázi, fekete: sakktábla.



8. ábra: Az EMS módszer által indikált mintázatok gyakorisága (függőleges tengely), ahol az egyenletesen elosztott mintázatot növekvő zajnak tesszük ki (vízszintes tengely). A színek a következő mintázatoknak felelnek meg: sárga: egyenletesen elosztott, rózsaszín: gleasoni, világoskék: clementsi, kék: véletlen, zöld: quasi, fekete: sakktábla.



9. ábra: Az EMS módszer által indikált mintázatok gyakorisága (függőleges tengely), ahol az clementsai mintázatot növekvő zajnak tesszük ki (vízszintes tengely). A színek a következő mintázatoknak felelnek meg: világoskék: clementsai, rózsaszín: gleasoni, kék: véletlen, zöld: kvázi, fekete: sakktábla.



10. ábra: Az EMS módszer által indikált mintázatok gyakorisága (függőleges tengely), ahol a gleasoni mintázatot növekvő zajnak tesszük ki (vízszintes tengely). A színek a következő mintázatoknak felelnek meg: világoskék: clements, rózsaszín: gleasoni, kék: véletlen, zöld: kvázi, fekete: sakktábla.

3.1.10. Következtetések

Eredményeink azt mutatják, hogy az EMS módszernek számos hibája van, ezért nem alkalmas a közösségi mintázatok elkülönítésére, illetve tipizálására. Véleményünk szerint nagyon körültekintően kell eljárni, ha olyan módszert szeretnénk alkalmazni, ami érzékeny az adatmátrix sorainak és oszlopainak sorrendjére. Az EMS módszer legnagyobb hibáját ugyanakkor abban látjuk, hogy a módszer által alkalmazott függvények nem felelnek meg a hozzájuk verbálisan kapcsolt ökológiai koncepcióknak. A következő alfejezetekben vizsgáljuk meg a helypárokat (3.2-es fejezet), illetve a teljes adatmátrixokat vizsgáló függvényeket (3.3 fejezet).

3.2. Helypárok vizsgálatán alapuló függvények

Ebben az alfejezetben a helypárok vizsgálatával foglalkozó, jelenlét-hiány adatokat használó függvényeket mutatunk be. Azért foglalkozunk ezekkel a függvényekkel, mert az előző alfejezet egyértelműen megmutatta, hogy a közösségi mintázatok értelmezésének talán legnagyobb problémája az, hogy az alkalmazott függvények nem felelnek meg a hozzájuk kapcsolt ökológiai koncepciónak. Csupán a jelenlét-hiány adatokat használó függvényeket vesszük górcső alá, mert a bináris (jelenlét/hiány) adatok értelmezése véleményünk szerint jóval egyszerűbb, mint amikor a jelenlétet súlyozzuk a fajok abundanciájával (kvantitatív adatmátrixok). Végezetül, azért tanulmányozzuk csupán helypáronként a közösségi mintázatok, mert két hely mintázatának értelmezése sokkal egyszerűbb, mint 3 vagy több helyen tapasztalt előfordulási mintázat értelmezése. Nem utolsósorban megjegyzendő, hogy a helypárok vizsgálatán alapuló módszerek széles körben elterjedtek és elfogadottak a numerikus ökológiai eszköztárban is (ordinációs módszerek, klasszifikációs módszerek, stb.).

A gondolatmenet követésének elősegítése érdekében eddig eltekintettünk a függvények algebrai bemutatásától. Ebben a fejezetben azonban a 2×2 -es kontingencia tábla szokásos rövidítéseit fogjuk használni, ami szerint a jelöli a mindkét helyen előforduló fajok számát, b a csak az első helyen előforduló fajok számát, míg c a csak a második helyen előforduló fajok számát.

3.2.1. Néhány helypárok vizsgálatára használt klasszikus függvény

A numerikus ökológia számos jelenlét-hiány formátumú adatokon alapuló függvényt ismer (Legendre és Legendre 1998, Koleff et al. 2004). Tulajdonképpen ilyen függvénynek tekinthetjük a fentebb említett a , b és c statisztikákat is. Sőt, ha már a legegyszerűbbeknél tartunk, akkor már most érdemes megemlíteni a Weicher és Boylen (1994) által javasolt béta diverzitási függvényt:

$$(b + c). \quad (1)$$

A helypárok vizsgálatán alapuló klasszikus függvények azonban jóval korábbi keltezésűek. A teljesség igénye nélkül csupán három, 0 és 1 között változó függvény hasonlósági és különbözőségi formáit szeretnénk bemutatni. Mivel a hasonlósági és a különbözőségi formák összege mindhárom esetben 1, ezért a két forma egymás komplementjének tekinthető. Megjegyzendő továbbá, hogy a különbözőségi formákat gyakran használják a béta diverzitás mérésére (Koleff et al. 2003). Talán a legismertebb a Jaccard (1912) által javasolt hasonlósági

$$\frac{a}{a+b+c} \quad (2)$$

és különbözőségi függvény

$$\frac{b+c}{a+b+c} \quad (3)$$

A Jaccard hasonlóság (2. függvény) esetében a mindkét helyen előforduló fajok számát elosztjuk a két hely teljes fajszámával, míg a Jaccard különbözőség (3. függvény) esetében az egyedi fajpárok számát elosztjuk a két hely teljes fajszámával. A Jaccard indexhez képest a Sørensen index (Sørensen 1948) abban különbözik, hogy mind a hasonlósági

$$\frac{2a}{2a+b+c}, \quad (4)$$

mind a különbözőségi formában

$$\frac{b+c}{2a+b+c} \quad (5)$$

a közös fajokat kétszer számoljuk. A harmadik függvényt Simpson publikálta (Simpson 1943) és a hasonlósági

$$\frac{a}{a + \min(b, c)} \quad (6)$$

és a különbözőségi forma

$$\frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)} \quad (7)$$

közös jellemzője, hogy azok érzéketlenek a két hely fajszám-különbségére.

3.2.2. Helypárok béta diverzitásának felbontása összetevőkre: Baselga javaslata

Ha kronológiailag korrektek akarunk lenni, elsőként nem a saját fejlesztéseinket mutatjuk be, hanem ismertetjük azokat a munkákat, amelyek a béta-diverzitás felbontását, illetve az abból levonható következtetéseket a numerikus ökológia, illetve a módszert alkalmazó biogeográfia, közösségi ökológia, valamint természetvédelmi biológia egyik vezető területévé változtatta. Baselga (2010) azt javasolta, hogy a Sørensen különbözőségként mért béta diverzitást (5. függvény) fel lehet osztani egy fajkicserélődési és egy egymásbaágyazottság által okozott komponensre, ami során Baselga (2010) a fajkicserélődési komponensre a Simpson különbözőségi függvénnyel (7. függvény), míg az egymásbaágyazottsági komponensre a következő függvénnyel mérte:

$$\frac{\max(b, c) - \min(b, c)}{2a + \min(b, c) + \max(b, c)} \times \frac{a}{a + \min(b, c)} \quad (8)$$

Később Baselga (2012) hasonló koncepció szerint felbontotta a Jaccard különbözőségi indexet (7. függvény) egy fajkicserélődési

$$\frac{2 \min(b, c)}{a + 2 \min(b, c)} \quad (9)$$

és egy egymásbaágyazottsági komponensre:

$$\frac{\max(b, c) - \min(b, c)}{a + b + c} \times \frac{a}{a + 2\min(b, c)} \quad (10)$$

Maga a felbontás azért tekinthető úttörő jellegűnek, mert a béta diverzitást olyan egyedi mintázatokra bontja, melyek eltérő mögöttes mechanizmusok meglétét feltételezik (mint fajkicserélődés és egymásbaágyazottság). Következésképpen a béta diverzitás felbontása lehetővé teszi annak eldöntését, hogy mely tényezők felelősek a tapasztalt béta diverzitásért. Legendre (2014) a béta diverzitás Baselga (2010, 2012) által javasolt felbontását BAS felbontásnak nevezte.

3.2.3. Helypárok fajösszetételének felbontása: az SDR módszer

Baselga (2010) cikkének megjelenését követően javaslatot tettünk (Podani és Schmera 2011) a helypárok fajszámának felbontására. Javaslatunk szerint egy helypár teljes fajszámát ($a + b + c$) átfedő (a) és kicserélt ($2\min(b, c)$) fajok számára, illetve a fajszámok különbségére ($|b - c|$) lehet osztani:

$$a + b + c = a + 2\min(b, c) + |b - c| \quad (11)$$

Habár a fenti komponensek önmagukban is értelmezhetők, kombinációjukkal olyan függvényeket kapunk, amelyek alkalmasak az egymásbaágyazottság (Podani és Schmera 2012),

$$a + |b - c| \text{ ha } a > 0, \text{ egyéb esetben } 0 \quad (12)$$

a béta diverzitás (1. függvény), vagy akár a fajszámegyezés

$$a + 2\min(b, c) \quad (13)$$

számszerűsítésére. Ha az így kapott függvényeket függetleníteni akarjuk a helypár teljes fajszámától, akkor a függvényeket el kell osztani a helypár teljes fajszámával. Ebben az esetben a relativizált komponenseink összege 1, maguk a komponensek pedig a következő formulával számolhatók ki:

$$1 = \frac{a}{a+b+c} + \frac{2\min(b,c)}{a+b+c} + \frac{|b-c|}{a+b+c} \quad (14)$$

A szemfüles olvasónak rögtön feltűnik, hogy az átfedő fajok számának a helypár teljes fajszámával relativizált függvénye maga a Jaccard hasonlóság (2. függvény). Az angol nyelvű megnevezésüknek megfelelően a három komponenst a fentebb megadott sorrendben S-nek (similarity), R-nek (replacement) és D-nek (richness difference) rövidíthetjük, illetve a módszercsalád innen kapta az SDR módszer rövidítést (nyilván más sorrendben). Hasonlóképpen számolható ki a relativizált egymásbaágyazottság (Podani és Schmera 2011, 2012),

$$\frac{a+|b-c|}{a+b+c} \text{ ha } a > 0, \text{ ellenkező esetben } 0 \quad (15)$$

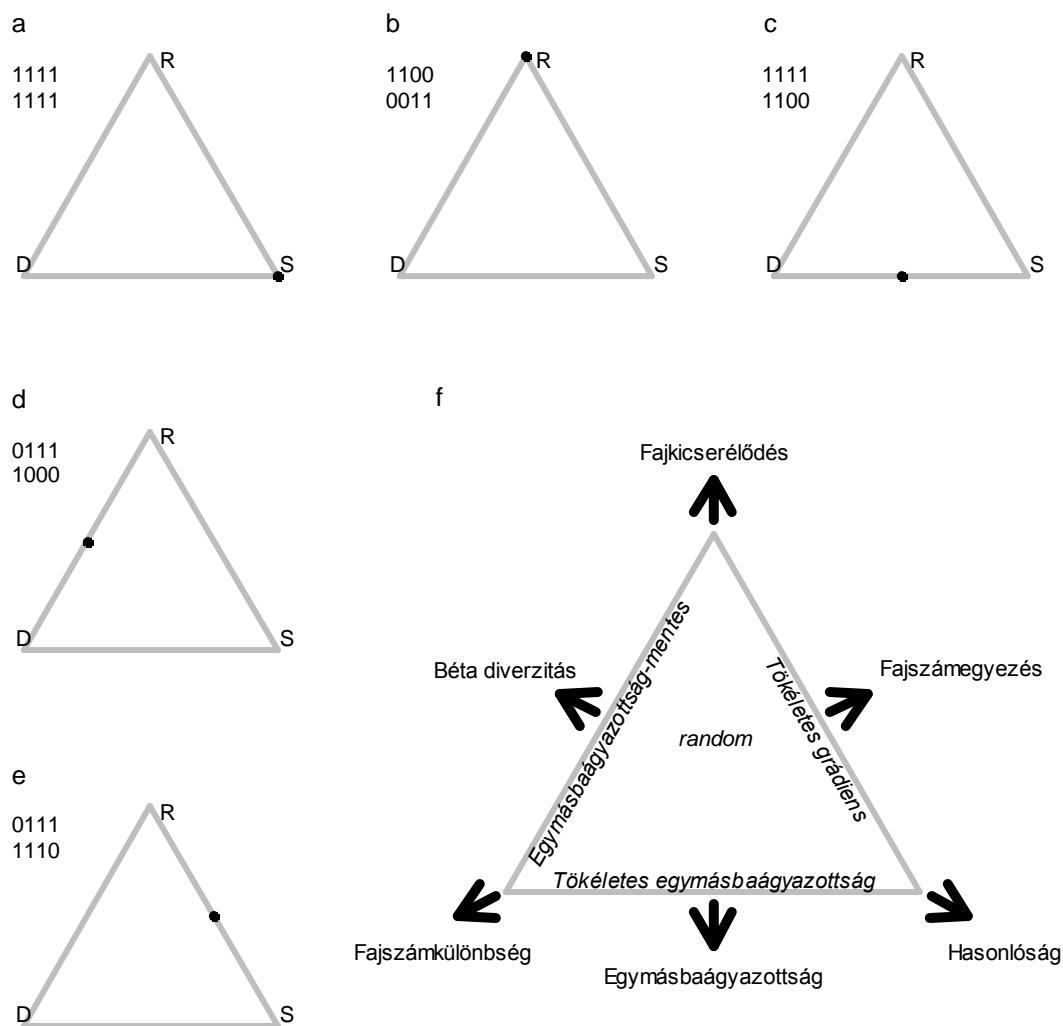
a relativizált béta diverzitás,

$$\frac{b+c}{a+b+c} \quad (16)$$

vagy a relativizált fajszámegyezés:

$$\frac{a+2\min(b,c)}{a+b+c} \quad (17)$$

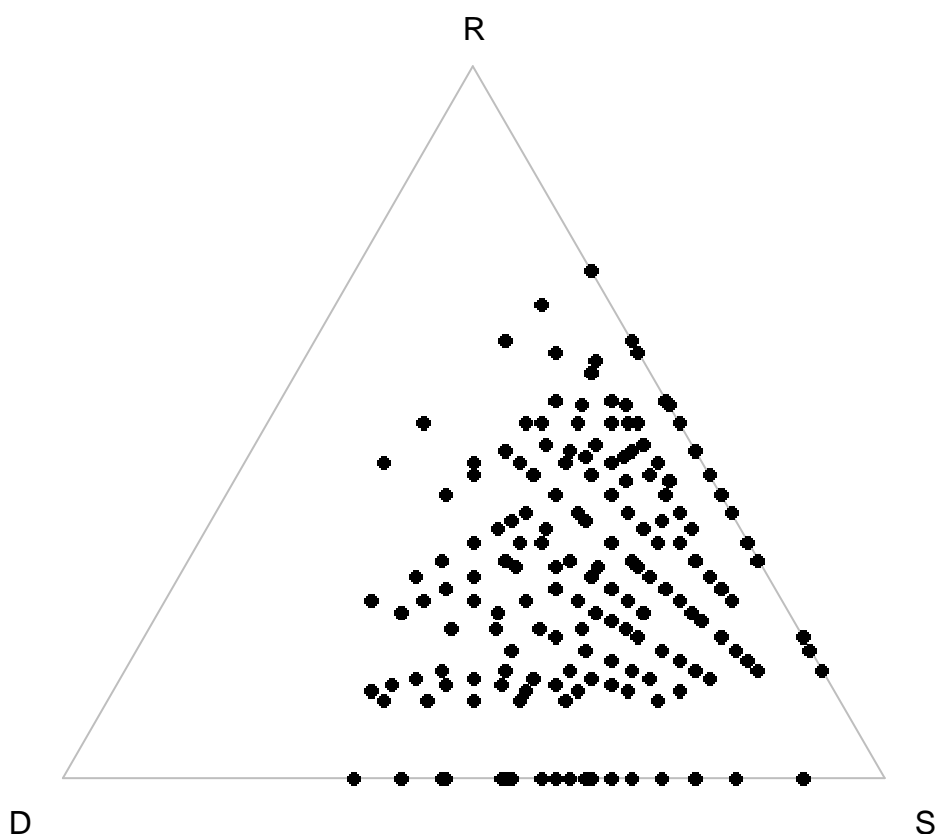
Mivel a relativizált komponensek összege 1 (14. egyenlet), ezért a komponensek ábrázolhatók egy háromszög vagy szimplex ábrán (11. ábra), ami számos egyedi mintázat megjelenítésére alkalmas (Podani és Schmera 2011).



11. ábra: (a-e): Helypárok jelenlét-hiány adatai (helyek sorokban, fajok oszlopokban) és a helypár pozíciója szimplex ábrákon. (f): A helypárok fajszámának felbontása relativizált komponensekre (háromszögön kívül) illetve néhány idealizált mintázat pozíciója (háromszögön belül).

Végezetül vizsgáljuk meg egy valós adatsoron, hogyan működik az SDR módszer. Használjuk a Schmera és Erős (2012) által használt adatsort, mely a Kemence-patak (Börzsöny) tegzeseinek összetételét mutatja be. A mintavételezés során 27 gázlóból, gázlónként 12 mintavételi egységgel (Surber mintavevő: 0,09 m² alapterület, 0,5 mm lyukbőség) gyűjtöttük a tegzeseket. A pontfelhő eloszlása alapján a közösségre a hasonlóság jellemző, mert a pontthalmaz az SDR ábra jobb alsó sarka irányába koncentrálódik elkerülve a baloldali él környékét (12. ábra). Számításaink megerősítik az ábra vizuális elemzése során szerzett benyomásainkat, hiszen az átlagos hasonlóság 49,9%-nak míg az átlagos fajszámkülönbség és fajkicserélődés 20,0% és 30,1%-nak

adódott. Megállapíthatjuk továbbá, hogy a közösségre inkább jellemző a fajszámegyezés és az egymásbaágyazottság (átlagos értékük 80,0% és 69,9%) mint a béta diverzitás (átlagos érték 50,1%).



12. ábra: Gázlókból gyűjtött tegzesegyüttesek SDR ábrája.

Az SDR módszer alkalmazható abundancia adatokkal is (Podani et al. 2013), illetve lehetőség van a Sørensen index szerinti felbontásra is (Legendre 2014, Podani és Schmera 2016). Fontos megjegyezni, hogy az SDR módszer helypárok teljes fajkészletét bontja nyers vagy relativizált komponensekre, míg a béta diverzitás SDR módszer szerinti felbontása, amit Legendre (2014) POD felbontásnak nevez, csupán az SDR módszer egy "részlete".

3.2.4. Az SDR módszer és Baselga béta diverzitás felbontásának összehasonlítása

Ebben a fejezetben az SDR módszer és a Baselga által javasolt béta diverzitás felbontás összehasonlítását szeretnénk röviden bemutatni.

(1) Talán a legfontosabb, ugyanakkor egyáltalán nem hangsúlyozott különbség az, hogy az SDR módszer (Podani és Schmera 2011) egy olyan eljárás, ami egy helypár teljes fajkészletét osztja fel különböző komponensekre. Ennek az eljárásnak csupán egy részlete a béta diverzitás komponensekre történő bontása (POD felbontás, Legendre 2014). Ezzel ellentétben Baselga (2010, 2012) a béta diverzitást bontja komponensekre úgy, hogy a helypár fajkészletének egy részét (átfedő fajok száma, illetve relativizálva hasonlóság) nem használja. Ilyen szempontból Legendre (2014) dolgozata megtévesztő lehet, hiszen ő csupán a béta diverzitás BAS és POD felbontásáról ír annak ellenére, hogy maga az SDR módszer sokkal többet jelent, mint maga a POD felbontás.

(2) Egy másik, szintén kevésbé hangsúlyozott különbség az, hogy az SDR módszer nyers és relativizált függvényeket is bemutat (Podani és Schmera 2011). A nyers függvények (11. egyenlet) lehetővé teszik az egyes ökológiai koncepciók kristálytiszta értelmezését, míg a relativizált függvények lehetőséget biztosítanak a koncepciók fajszaám-független mérésére. Ezzel ellentétben a béta diverzitás BAS felbontása ugyan 0 és 1 közötti értéket felvevő függvényeket használ, azonban mégis nehéz "relativizált" függvénynek értelmezni (Schmera és Podani 2011, Carvalho et al. 2013).

(3) A Baselga által javasolt egymásbaágyazottsági komponensek (akár a Jaccard, akár a Sørensen különbözőség felbontását vizsgáljuk) nincsenek kapcsolatban egyetlen egymásbaágyazottsági függvénnyel sem (Schmera és Podani 2011, Podani és Schmera 2012, Chen és Schmera 2015). Ez azért problémás, mert véleményünk szerint a béta diverzitás egymásbaágyazottsági komponensének korrekt értelmezéséhez mind a béta diverzitás, mind pedig az egymásbaágyazottsági függvény definíciójára szükség van.

(4) Baselga (2010, 2012) felbontásaiban a különböző komponensek különböző relativizációt használnak (a függvények nevezője különbözik, tehát eltérően vannak

skálázva), ezért a komponensek egymáshoz viszonyítva nehezen értelmezhetőek (Schmera és Podani 2011, Carvalho et al. 2013).

(5) Vizsgáljuk meg a béta diverzitás komponensekre történő felbontását abban az esetben, amikor biztosan nincs egymásbaágyazottság a következő, az olvasó által már ismert adatmátrix felhasználásával (a helyek sorokban, míg a fajok oszlopokban találhatók):

```
1000000000
0111111111
```

A helypár teljes fajkészlete 10 faj. Az első (felső) helynek egyetlen egyedi faja van, míg a második (alsó) helynek 9. Baselga (2010, 2012) bármelyik béta diverzitás felbontása ugyanazt az eredményt adja: a béta diverzitás csak fajcserélődésből áll! Ez egy intuitíve nagyon meglepő eredmény, hiszen az SDR módszer szerint gondolkodva a fajszámkülönbségnek jóval nagyobb szerepe van a mintázatban, mint a fajcserélődésnek. Nem állítjuk, hogy nem lehet a fajcserélődés fogalmát rugalmasan kezelni (lásd pl. Podani és Schmera 2016 2. mellékletét), azonban meggyőződésünk, hogy a Baselga (2010, 2012) által alkalmazott definíció az ökológiai értelmezhetőség rovására megy (Podani és Schmera 2016).

3.2.5. Helypárok béta diverzitásának felhasználása hierarchikus mintavételezés esetén

A biodiverzitás térbeni aspektusának megismerése és megértése napjaink ökológiájának egyik legnagyobb kihívása (Beever et al. 2006, Bevilacqua et al. 2012, Rosenzweig 1995, Villéger és Brosse 2012, Whittaker et al. 2001). Vannak olyan esetek, amikor a mintavételi egységek bizonyos hierarchiával jellemezhetők: a mintavételi egységek élőhelyek szerint csoportosíthatók, majd pedig a különböző élőhelyek együttesét tájnak nevezzük. Az ilyen mintavételezési sémát hierarchikus mintavételezési elrendezésnek nevezzük (Crist et al. 2003). Ebben a fejezetben azt fogjuk bemutatni, hogy hierarchikus mintavételi elrendezés esetén a mintaméret és a fókusz különbségei befolyásolják az additív diverzitás-felosztás eredményét. A probléma orvoslására javaslatot teszünk egy olyan, helypárok diverzitásán alapuló eljárásra, mely hierarchikus mintavételezés esetén képes kifejezni a különböző

hierarchikus szintek béta diverzitását (relatív béta diverzitás), illetve képes kifejezni az egyes tájelemek béta diverzitásához való hozzájárulását (hozzájárulási érték).

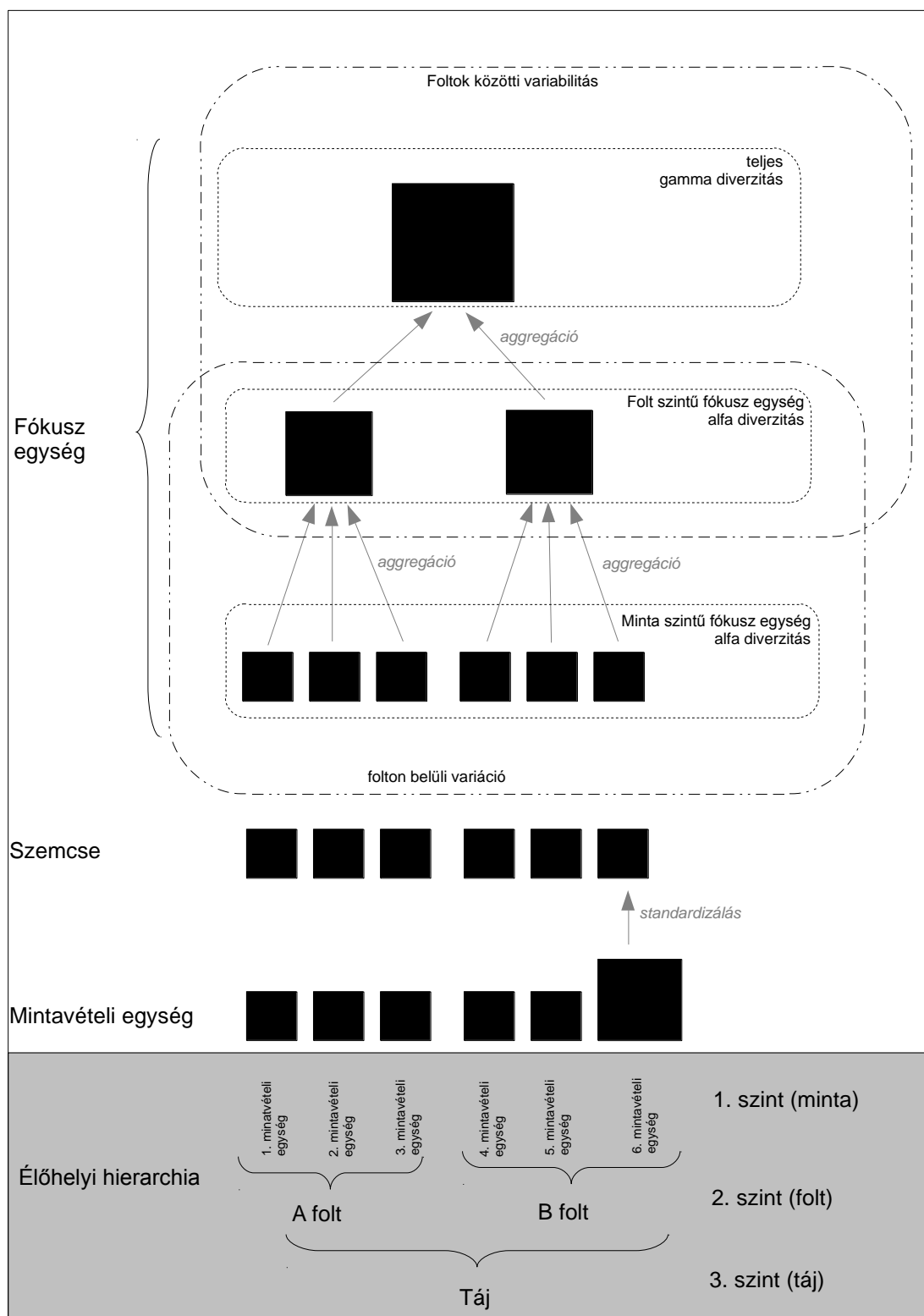
Első lépésben tisztázzunk néhány fogalmat! A skála koncepció (*scale concept*) 5 terminust foglal magába: mintavételi egység (*sampling unit*), szemcseméret (*grain*), fókusz (*focus*), mintaméret (*sample size*) és a kiterjedés (*extent*, lásd Kenkel et al. 1989, Palmer és White 1994, Peterson és Parker 1998, Scheiner et al. 2000 és 2001, valamint Wu 2004 munkáit). A mintavételi egység egy közösség valós térben tetszőlegesen leválasztott része (szinonimja lehet pl. a kvadrát vagy a mintavételi terület). A szemcseméret az a standardizált méret, amire minden adatot standardizáltunk, ha szükséges. A skálakoncepció e terminusa akkor válik fontossá, ha az összehasonlítandó mintavételi egységek mérete különbözik. Például, ha 5 helyen 1 m²-es mintavételi egységgel mérjük fel a fajszámot, míg egyetlen helyen egy 2 m²-es mintavételi egységgel. Nyilvánvaló, hogy ha minden hely mintavételi adatát használni szeretnénk és el akarjuk kerülni, hogy a mintavételi egység mérete befolyásolja az eredményeinket, akkor a mintavételi egységek méreteit egységnyi méretre kell standardizálni (ennek részleteinek megvitatását mellőzük most). Ezt a méretet szemcseméretnek nevezzük. A fókusz (vagy fókusz egység méret) az elemzések során felhasznált azon terület mérete, amelyről a szemcseméret összesítésével következtést vonunk le. Következésképpen a fókusz egység mérete vagy megegyezik, vagy nagyobb (konkrétan többszöröse) a szemcseméretnek. A mintaméret nem más, mint a mintavételi, a szemcse, vagy a fókusz egységek száma. Végezetül a kiterjedés azt a geográfiai területet (vagy távolságot) definiálja, ahonnan a mintavételi egységek származnak.

A következő terminus, amit fontos tisztázni az a hierarchia elmélet (*hierarchy theory*). A hierarchia elmélet szerint egy rendszer számos szintre (*level*) osztható, mely szinteknek jól körülírható tulajdonságaik vannak (King 1997). Következésképpen egy szint közvetlenül nem definiál semmiféle fizikai dimenziót (a skála koncepció néhány terminusával ellentétben), ugyanakkor a hierarchia magasabb szintjei korlátozzák (Turner et al. 2001). A hierarchia elmélet jó példája a Frissell et al. (1986) által megfogalmazott vízfolyások élőhely-hierarchiája, ami szerint a mikroélőhely, a gázló/medence mederegység, a szakasz és a szegmens a folyóvízi rendszerek

hierarchikus szintjeit definiálják. Fontos megjegyezni, hogy jelen dolgozatban csak diszkrét hierarchikus szintekkel foglalkozunk annak ellenére, hogy a szinteket nem csak diszkrét módon lehet definiálni (Allen és Starr 1982).

Vizsgáljuk meg egy egyszerű példán keresztül, hogyan működik a diverzitásfelosztás! Tételezzük fel, hogy van egy tájunk két élőhelyi folttal (A és B), és a diverzitásfelosztás célja annak megállapítása, hogy mekkora a közösségi variabilitás (béta diverzitás) foltokon belül és foltok között (12. ábra). Ebben az esetben az élőhelyi hierarchiánk 3 szintből áll: mintavételi egység (első szint), folt (második szint) és a táj (3. szint). Tételezzük fel, hogy 3 mintavételi egységgel veszünk mintát az A foltból (1. 2. és 3. mintavételi egység) és 3 mintavételi egységgel (4. 5. és 6. mintavételi egység) a B foltból. Tételezzük fel továbbá, hogy a 6. mintavételi egység mérete nagyobb, mint az előző 5 mérete. Mivel a tapasztalt diverzitás jelentősen függ(het) a mintavételi egység méretétől, ezért egy standardizálás segítségével azonos szemcseméretű egységeket kell létrehozni (12. ábra).

A következő lépésben az azonos szemcseméretű mintavételi egységeket fókusz egységeknek tekintjük (minta szintű fókusz egység), illetve aggregáljuk őket folt vagy táj szintű fókusz egységekké (utóbbi fajkészletét teljes gamma diverzitásnak is nevezhetjük). Whittaker (1960) görög betűkkel jelölte a fókusz egységen belüli (α és γ) és a fókusz egységek közötti (β) diverzitást. A mi esetünkben a minta szintű fókusz egység alfa diverzitását a legalsó fókusz egységek diverzitásának átlaga, a folt szintű fókusz egység alfa diverzitása a középső fókusz egységek diverzitásátlaga, míg a teljes gamma diverzitás a táj szintű fókuszegység diverzitása. Az adott sémában a béta diverzitást additív és multiplikatív módon is kifejezhetjük (Anderson et al. 2011, Jurasinski et al. 2009, Koleff et al. 2003, Ricotta 2010, Tuomisto 2010, Veech és Crist 2010a,b, Whittaker 1960). A folton belüli variáció kifejezésére a minta szintű fókusz egységek és a folt szintű fókusz egységek diverzitását, míg a foltok közötti variáció kifejezésére a folt szintű fókusz egységek diverzitását és a teljes gamma diverzitást használjuk (13. ábra). Additív felbontás esetén kivonást használunk, míg multiplikatív felbontás esetén osztást (Gering et al. 2003, Chiarucci et al. 2008, Erős 2007, Wagner et al. 2000).



13. ábra: A diverzitásfelosztás sematikus megjelenítése. Az ábra felső része a mintavételi egységek felhasználását mutatja be, míg az alsó rész (szürke háttérrel) az élőhelyi hierarchiát mutatja be. A pontozott vonallal bekerített fókusz egységek az alfa vagy gamma diverzitás számításakor használatosak, míg a 2-pont-3-szakasz vonallal körülkerítettek a béta diverzitás számításához.

Tételezzük fel, hogy van egy vizsgálati területünk (tájunk), ami diszkrét foltokat tartalmaz és a vizsgálataink célkitűzése a foltokon belüli (β_1) és a foltok közötti (β_2) béta diverzitás kiszámítása. Az egyszerűség kedvéért a mintavételi egység mérete legyen mindig ugyanakkora. Tételezzük fel továbbá, hogy minden egyes mintavételi egységben egyetlen, máshol elő nem forduló fajt gyűjtünk 4 különböző mintavételi elrendezéssel (jelöljük a mintavételi elrendezéseket *A*, *B*, *C* és *D*-nek). Az *A* esetben 2 foltot gyűjtünk foltonként 2 mintavételi egységgel, a *B* esetben 2 foltot foltonként 4 mintavételi egységgel, a *C* esetben 4 foltot foltonként 4 mintavételi egységgel, míg a *D* esetben 4 foltot foltonként 4 mintavételi egységgel (1. táblázat).

1. táblázat: A mintaméret (MM) és a fókusz (F) hatása az additív diverzitásra (a cellákban lévő számok fajszaot mutatnak: α_1 , β_1 , β_2 és γ) az élőhelyi hierarchia 3 szintjén 4 mintavételi elrendezés esetén a feltételezett adatsort vizsgálva (minden mintavételi egységben csupán egyetlen, máshol elő nem forduló faj található). A fókusz a felhasznált mintavételi egységek számával fejezzük ki.

Mintavételi elrendezés	1. szint			1. szint			2. szint			3. szint		
	MM	F	α_1	MM	F	β_1	MM	F	β_2	MM	F	γ
<i>A</i>	4	1	1	4	1	1	2	2	2	1	4	4
<i>B</i>	8	1	1	8	1	3	2	4	4	1	8	8
<i>C</i>	8	1	1	8	1	1	4	2	6	1	8	8
<i>D</i>	16	1	1	16	1	3	4	4	12	1	16	16

Az additív diverzitásfelosztás a mintavételi elrendezések függvényében jelentős skálafüggő eltéréseket mutat (1. táblázat). A folton belüli (β_1) és a foltok közötti (β_2) béta diverzitás számításához használt mintaméretnek jelentősen különböznek (4, 8, 8 és 16, valamint 2, 2, 4 és 4, lásd 1. táblázat). Mindez azért kellemetlen, mert a mintaméretnek jelentős hatása van a β diverzitás értékére (Crist és Veech 2006, Gotelli és Colwell 2001, Gering et al. 2003, Veech et al. 2002). Van azonban egy másik, kevésbé hangsúlyozott oldala is az elemzésnek: a fókusz egységek is különböznek a két béta diverzitás esetén (1, 1, 1, és 1 valamint 2, 4, 2 és 4, lásd 1. táblázat). Ez viszont azért kellemetlen, mert a fókusz egységben tapasztalt fajszaom úgy függ a fókusz egység méretétől, mint ahogy a fajszaom a mintavételi területtől (Crist és Veech 2006, He és Legendre 2002, Pielou 1975, Schmera et al. 2009): minél nagyobb a fókusz egység mérete, annál nagyobb a tapasztalt fajok száma.

Ugyan Crist és Veech (2006) már észlelte a problémát és javaslatot is tett egy eljárásra, ami elkülöníti a fókusz egység és a mintaméret hatását, azonban a javaslat mégsem oldja meg a diverzitásfelosztás problémáját, miszerint a különböző szintekről származó béta diverzitások (itt: β_1 és β_2) más fókusz egységet és mintaméretet használnak. Mindez azért problémás, mert különböző szinteken különböző fókuszméreteket használunk, ahol a fókuszméret általánosságban függ a szemcsemérettől, illetve a felsőbb szintű fókuszméretek (≥ 2) az alsóbb szintek mintanagyságától (13. ábra). Mindebből az következik, hogy a mintaméretek különbözősége, illetve a mintavételi egységek kezelése (fókusz egységekké történő aggregációja) jelentősen befolyásolhatja a diverzitásfelosztás eredményét.

A diverzitásfelosztás eredménye azt mutatja, hogy a mintaméret aprócska változtatása jelentősen befolyásolja a béta diverzitások értékét (1. táblázat). Ha például a mintavételi egységek teljes számát 4-ről 8-ra felemeltük úgy, hogy ugyanazokat a foltokat vizsgáltuk (A és B mintavételi elrendezés), akkor a foltok közötti béta diverzitás (β_2) 2-ről 4-re változott. Hasonlóképpen, ha a vizsgált foltok számát 2-ről 4-re változtattuk (A és C mintavételi elrendezés), akkor foltok közötti béta diverzitás (β_2) 2-ről 6-ra változott. Végezetül, ha egyszerre növeltük a mintavételi egységek és a vizsgált foltok számát (A és D mintavételi elrendezés), akkor a foltok közötti béta diverzitás (β_2) 2-ről 12-re változott.

Ezen eredményekkel nem azt akarjuk állítani, hogy a mintaméretnek mindig jelentős hatása van a kapott eredményekre (hiszen a közösségi variáció valós adatok esetében jóval kisebb, mint a mesterséges adatainkon), csak fel szeretnénk volna hívni a figyelmet a diverzitásfelosztás egyik hátrányára is. Valós adatsorok vizsgálata esetén továbbá az is előfordul, hogy a különböző "foltokat" eltérő mintaméretű mintákkal jellemezzük (Chiarucci et al. 2008, Erős 2007, Müller és Grossner 2010). Ezekben az esetekben a nagyobb mintamérettel mintázott foltokban a béta diverzitást túlbecsüljük. A diverzitásfelosztás egy másik problémáját Wagner et al. (2000) fogalmazták meg a következőképpen: a diverzitásfelosztás lehetővé teszi a diverzitás különböző szintjeinek mérését, azonban nem ad információt arról, hogy a táj melyik eleme (vagy a mi esetünkben foltja) járul hozzá leginkább a kapott diverzitási értékekhez. A mi

példánkban ez azt jelenti, hogy vajon melyik foltnak mekkora a hozzájárulása a tapasztalt diverzitáshoz.

Összefoglalva elmondhatjuk, hogy (1) a diverzitásfelosztás során kapott bétadiverzitás értékek korrekt összehasonlítását korlátozza a mintaméretek lehetséges különbözősége illetve a mintavételi egységek aggregációja. Megjegyzendő továbbá hogy a (2) diverzitásfelosztás nem ad információt a táji egységek diverzitáshoz való hozzájárulásáról.

Mint ahogy azt már az előző alfejezetben láthattuk, a helypárok vizsgálatán alapuló függvényeket gyakran használják a béta diverzitás kifejezésére (Anderson 2001, Anderson et al. 2006, 2011, Koleff et al. 2003, Vellend 2001, Cingolani et al. 2010, La Sorte et al. 2008). Tudjuk továbbá, hogy hierarchikus mintavételezés esetén a helypárok különbözőségi értékeit csoportosíthatjuk (Bacaro et al. 2012 1. ábrája), illetve az ilyen csoportokat a molekuláris genetika (Analysis of Molecular Variance, AMOVA, Excoffier et al. 1992) valamint a közösségi ökológia is használja (Analysis of Similarities, ANOSIM, Clarke 1993, Mean Similarity Approach, MSA, Van Sickle 1997, Permutational Multivariate Analysis of Variance using Distance Matrices, PERMANOVA, Anderson 2001, Multiple Response Permutation Procedure, MRPP, Mielke és Barry 2001, Mc Cune és Grace 2002). Az itt megemlített tesztek többsége a vizsgált csoportok koherenciáját vagy éppen elválását vizsgálja, azonban nehezen használhatóak a béta diverzitás kifejezésére, mert hatványozott különbségeket, sorrendeket vagy egyéb függvényeket használnak. Következésképpen, habár a helypárok vizsgálatán alapuló béta diverzitás kifejezése skálafüggetlen (hiszen a béta diverzitást mindig az egyik helytől a másik helyig fejezi ki, függetlenül a mintavételi egységek számától és azok aggregációjától) még sincs olyan eljárás, amivel hierarchikus mintavételezés esetén számolhatnánk ki a béta diverzitást.

Ebben a fejezetben javaslatot teszünk egy olyan eljárásra, ami hierarchikus mintavételezési esetén kiszámolja az adott szint béta diverzitását (relatív béta diverzitás), illetve a tájelemek hozzájárulását (hozzájárulási érték) úgy, hogy ezen értékeket nem befolyásolja a minta és a fókusz mérete sem.

Induljunk ki a Lande (1996) által javasolt, helypárok béta diverzitását mérő függvényből:

$$\beta_{PAIR} = \frac{b+c}{2}, \quad (18)$$

amely csak az osztásban különbözik (1)-től. A javaslatunk az, hogy számoljuk ki a függvényt minden helypárra. Definiáljuk azon helypárok csoportját ($A_{x,j}$), amelyek az x hierarchikus szinten definiált j tájelemen belüli béta diverzitást mérnek, de nem mérnek az x hierarchikus szint alatti béta diverzitást. Nevezzük az új függvényt relatív béta diverzitásnak (β_{REL}) és fejezzük ki formálisan a következő módon:

$$\beta_{REL(x-1)} = \overline{\beta_{PAIR}} \mid \beta_{PAIR} \in \bigcup_j A_{x,j} \quad (19)$$

Hasonlóképpen kifejezhetjük az x szinten definiált j tájelem hozzájárulását ($CV_{x,j}$) a következő képlettel:

$$CV_{x,j} = \overline{\beta_{PAIR}} \mid \beta_{PAIR} \in A_{x,j} \quad (20)$$

Az új módszer megértése érdekében vizsgáljunk meg egy egyszerű helyzetet, ahol egy hierarchikus mintavételezési elrendezéssel 2 foltot, foltonként 2 (összesen 4) mintavételi egységgel vizsgálunk. Tételezzük föl, hogy a következő adatmátrixot kaptuk (az eredeti publikációban használt jelöléssel összhangban, ugyanakkor az eddig használt rendszertől eltérően a fajok a sorok, a helyek pedig az oszlopok):

1. folt	2. folt	3. folt	4. folt
1	1	1	1
1	0	0	0
1	0	1	1
1	1	1	0
0	1	1	0
0	0	1	1

D=

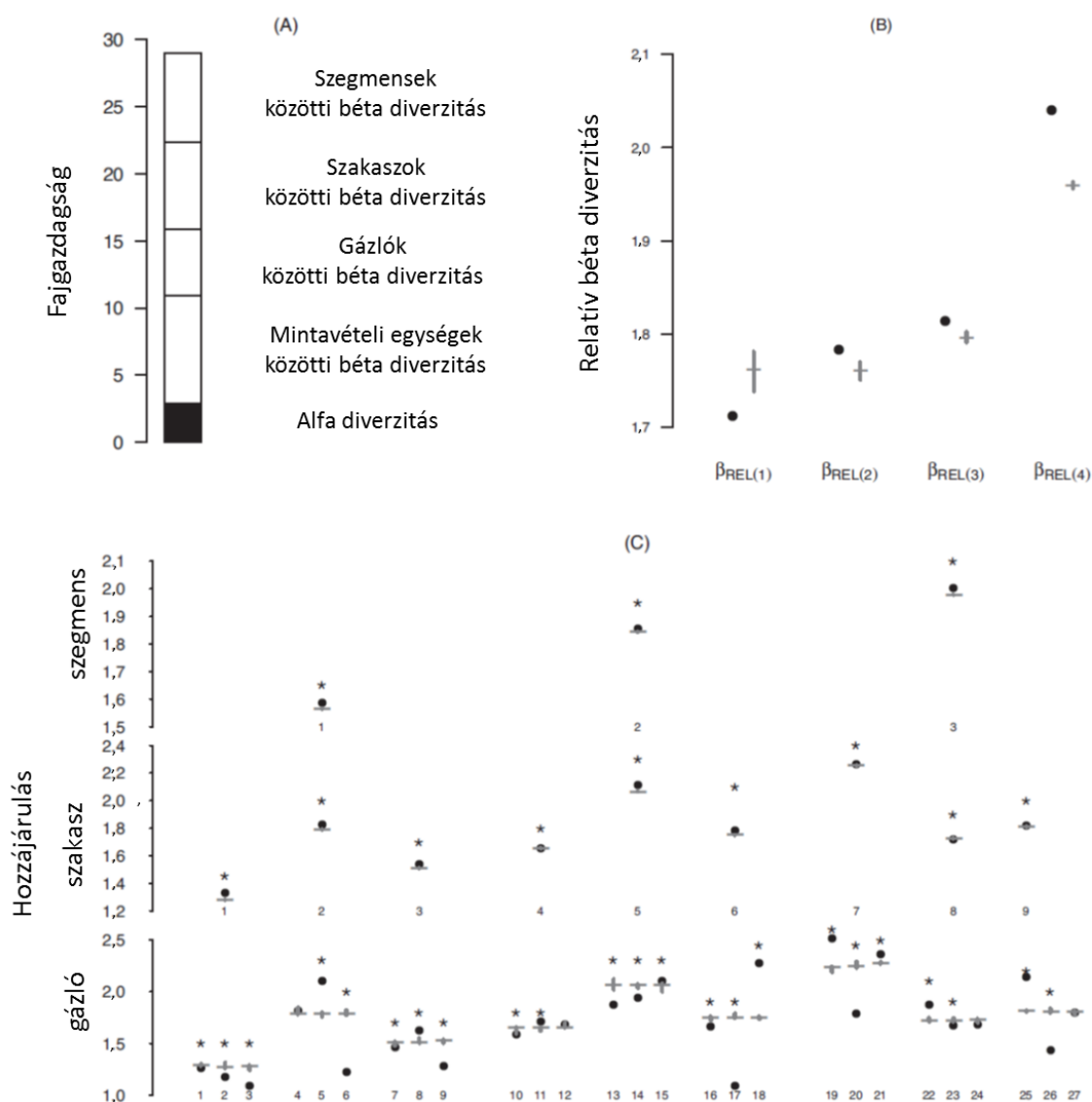
A helypáronkénti összehasonlítások alapján 6 helypáronkénti béta diverzitás értéket számíthatunk ki (2. táblázat). Két helypár béta diverzitása fejezi ki a folton belüli/mintavételi egységek közötti relatív béta diverzitást (1-2 és 3-4 helypár), míg a további helypár béta diverzitásai (1-3, 1-4, 2-3 és 2-4) tájon belüli/foltok közötti relatív béta diverzitást (2. táblázat). A mintavételi egységek közötti (1. szintű relatív béta diverzitás) 1,25, míg a foltok közötti (2. szintű relatív béta diverzitás) 1,5. A két számérték különbsége azt mutatja, hogy a második szint relatív béta diverzitása magasabb, mint az első szinté (2. táblázat). A két folt hozzájárulási értéke is különbözik: az első folt hozzájárulása 1,5, míg a második folt hozzájárulása kerekén 1 (2. táblázat). Az eredményeket érdemes az additív diverzitásfelbontással összehasonlítani [nem részletezzük], amely szerint a mintaegységeken belüli béta diverzitás nagyobb (1,25), mint a foltok közötti béta diverzitás (1).

2. táblázat: Az új módszer működésének illusztrálása a **D** adatmátrixban megadott adatokkal. A táblázat tartalmazza a helypárokat, a helypáronkénti béta diverzitást (β_{PAIR}), a folton belüli mintaegységek közötti béta diverzitást ($\beta_{REL(1)}$), a foltok közötti béta diverzitást ($\beta_{REL(2)}$), valamint a az első folt ($CV_{2,1}$) és a második folt ($CV_{2,2}$) hozzájárulási értékét.

Helypárok	β_{PAIR}	$\beta_{REL(1)}$	$\beta_{REL(2)}$	$CV_{2,1}$	$CV_{2,2}$
1-2	1.5	×		×	
1-3	1.5		×		
1-4	1.5		×		
2-3	1		×		
2-4	2		×		
3-4	1	×			×
		1.25	1.5	1.5	1

A mesterséges adatok vizsgálatát követően nézzük meg, hogy hogyan működik a módszer a Schmera és Erős (2012) által használt vaéós adatsoron, mely a Kemence-patak (Börzsöny) tegzéseinek diverzitását mutatja be. A hierarchikus mintavételezés során a patakrendszeren belül 3 szegmenst választottunk (1-től 3-ig számozva), minden szegmensben belül 3 szakaszt (összesen 9 szakasz, 1-től 9-ig számozva), minden szakaszon belül 3 gázlót (összesen 27 gázlót, 1-től 27-ig számozva), és végül minden gázlóból 12 mintavételi egységgel (Surber mintavevő: 0,09 m² alapterület, 0,5 mm lyukbőség, 1-től 324-ig számozva) gyűjtöttük a tegzéseket. Ezek szerint az élőhelyi hierarchiánk 4 szintből áll: (1) mintavételi egység, (2) gázló, (3) szegmens és (4) patakrendszer (Schmera és Erős 2012).

Az additív diverzitásfelosztás szerint a mintavételi egységek közötti béta diverzitásnak, majd pedig a szegmensek közötti béta diverzitásnak van a legnagyobb szerepe a Kemence-patak tegzesegyüttesének teljes diverzitásában (14A ábra). A diverzitásfelosztással ellentétben a legnagyobb relatív béta diverzitási értéket a szegmensek közötti ($\beta_{REL(4)}$), majd azt követi a szakaszok közötti ($\beta_{REL(3)}$), gázlók közötti ($\beta_{REL(2)}$) és végezetül a mintavételi egységek közötti ($\beta_{REL(1)}$) relatív béta diverzitás (14B ábra).



14. ábra: A Kemence patak tegzesegyüttesének diverzitása: (A) additív diverzitásfelosztás, (B) relatív béta diverzitások [tele kör: tapasztalt értékek, vízszintes szürke vonal: átlagos véletlenszerű érték, függőleges szürke vonal: a véletlen értékek 95%-os alsó és felső határát összekötő vonal] és (C) a hozzájárulási értékek [jelölés hasonló a B ponthoz]. Csillag a véletlenhez képest eltérő értéket mutat.

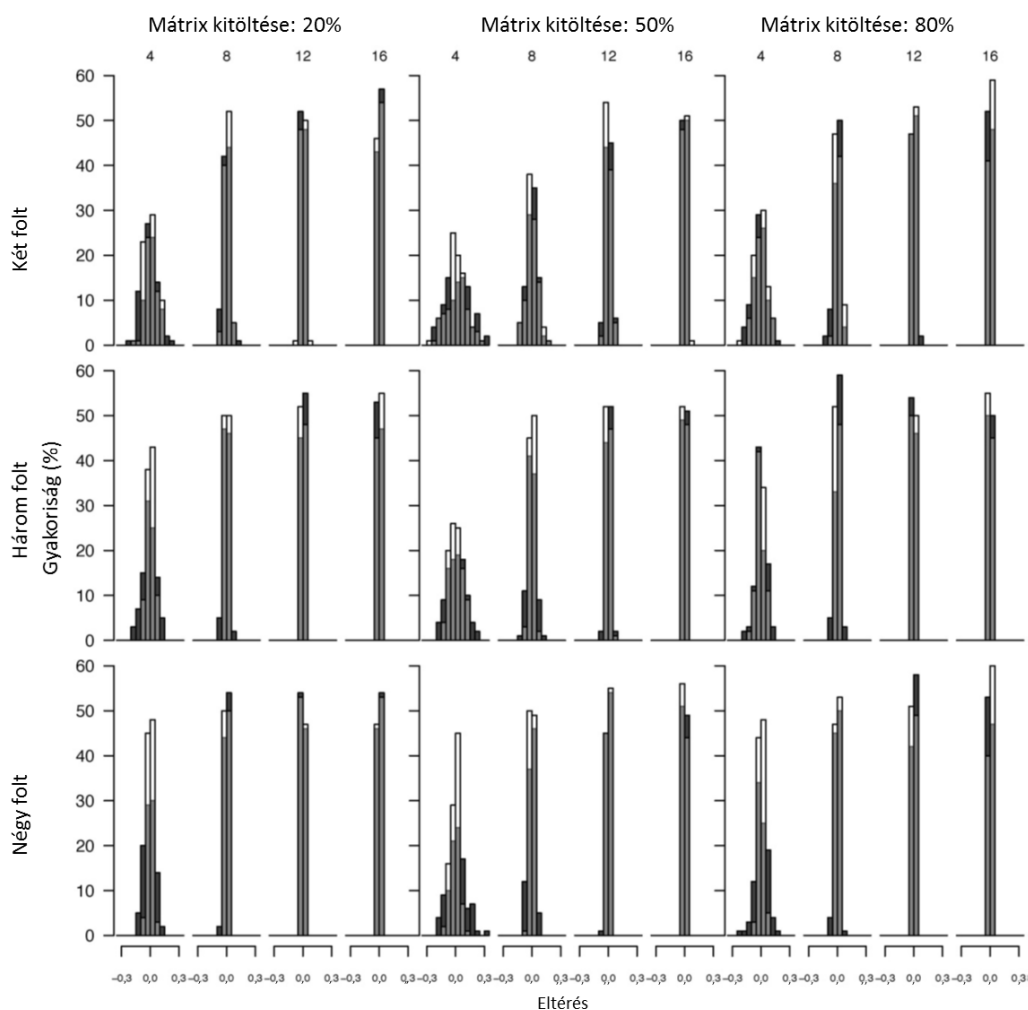
A hozzájárulási értékek vizsgálata azt mutatja (14C ábra), hogy a 3. szegmensnek van a legnagyobb hozzájárulása a szakaszok közötti béta diverzitáshoz. A hozzájárulás mértéke szerint a 3. szegmenst a 2. majd pedig az 1. szegmens követi. További elemzések alapján megállíthatjuk, hogy az 5. és a 7. szakasznak a legjelentősebb a hozzájárulása a gázlók közötti béta diverzitáshoz, míg az 1. és a 3. szakasznak a legkisebb. Végezetül a 19. és a 21. gázlónak van a legnagyobb hozzájárulási értéke a mintavételi egységek közötti béta diverzitáshoz, míg a 3. és a 17.-nek a legkisebb.

A relatív béta diverzitások és a hozzájárulási értékek statisztikai tesztje hagyományos statisztikai módszerekkel a nem-független észlelések miatt nem lehetséges (ugyanazt a mintavételi egységet használjuk számos helypár vizsgálata esetén). Ezért Crist et al (2003) dolgozatához hasonlóan egy randomizációs eljárás alapján null modell tesztet javasolunk. A null modell teszt koncepciója azon alapul, hogy a tapasztalt értékeket várható értékekkel hasonlítjuk össze (Gotelli és Graves 1996). Mivel számos módszer ismert a null modellek létrehozására, illetve a lehetséges null modellek teljes körű bemutatására ezen dolgozat keretein belül nem vállalkozhatunk, ezért most csak egyetlen null modell teszt bemutatására kerül sor.

A null modell tesztünk az vizsgálja, hogy vajon a tapasztalt relatív béta diverzitások és a hozzájárulási értékek a mintavételi elrendezés következményeinek tekinthetők-e? Ez a hipotézis megfelel Crist et al. (2003) H2-ként megfogalmazott hipotézisének, aminek a lényege az, hogy hierarchikus szintenként randomizálunk. Első lépésben a mintavételi egységeket véletlenszerűen összekeverjük, és azt vizsgáljuk, hogy a szegmensek közötti relatív béta diverzitás ($\beta_{REL(4)}$) a véletlentől eltér-e (14B ábra). Második lépésben úgy kényszerítjük a randomizációt, hogy minden egyes mintavételi egység az eredeti szegmensében marad. Ebben a lépésben azt tudjuk tesztelni, hogy a szegmensek kényszerhatása mellett a szakaszok közötti béta diverzitás ($\beta_{REL(3)}$), illetve a szegmensek hozzájárulási értékei eltérnek-e a véletlentől. Végezetül a harmadik lépésben úgy kényszerítjük a randomizációt, hogy minden egyes mintavételi egység az eredeti szakaszban marad. Ezáltal megtudhatjuk, hogy a gázlók és a mintavételi egységek közötti relatív béta diverzitás ($\beta_{REL(2)}$, $\beta_{REL(1)}$), illetve a szakaszok és a gázlók hozzájárulási értéke eltér-e a véletlenhez képest. Eredményeink azt mutatják, hogy a szegmensek, szakaszok és gázlók közötti relatív béta diverzitás ($\beta_{REL(4)}$, $\beta_{REL(3)}$, $\beta_{REL(2)}$) a véletlenhez

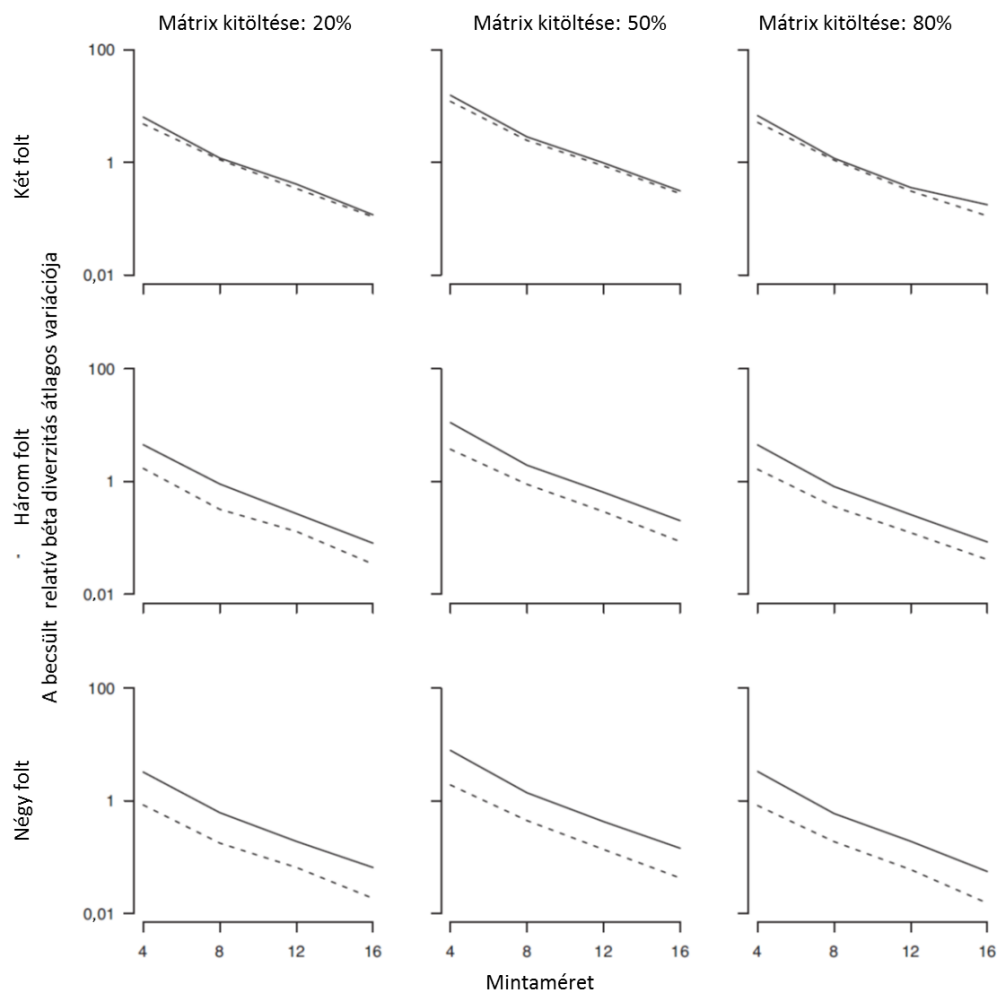
képest szignifikánsan magasabb, míg a mintavételi egységek közötti relatív béta diverzitás ($\beta_{REL(1)}$) szignifikánsan alacsonyabb (14B ábra). Hasonló módon vizsgáltuk a tájelemek hozzájárulási értékének véletlentől várható eltérését (14C ábra).

Az új módszer használhatóságának tesztelése érdekében megvizsgáltuk a relatív béta diverzitások eltérését (*bias*), variációját (*variation*) és hibáját (*error rate*). Az eltérés számszerűsítéséhez a következő módszert használtuk: létrehoztunk egy mesterséges tájat 2, 3 és 4 folttal, minden egyes foltot 20 mintavételi egységgel és 20 potenciális fajjal. Minden egyes mintavételi egységbe véletlenszerűen elhelyeztünk 4, 10 vagy 16 fajt (20, 50 vagy 80%-os adatmátrix feltöltöttség). Ezeket az adatmátrixokat tekintettük kiindulási adatmátrixoknak, melyeknek kiszámoltuk a valós relatív béta diverzitását. Ezek után minden foltból 4, 8, 12, 16 illetve 20 mintaméretű mintát vettünk és kiszámoltuk a becsült relatív béta diverzitásokat. Ezt a folyamatot 100-szor véletlenszerűen megismételtük. Hogy az egész eljárás ne függjön a kiindulási mátrixunktól, az egész eljárást összesen 100 véletlen kiindulási mátrixszal szintén megismételtük. Az eltérést a valós és a becsült relatív béta diverzitás különbségeként értelmeztük (Sokal és Rolf 1995). Eredményeink szerint az eltérés meglehetősen alacsony (-0,3 és +0,3 között változik), a mintaméret függvényében, illetve kisebb mértékben a foltok számának függvényében. A legnagyobb eltérést az 50%-os mátrix kitöltésnél kaptuk.



15. ábra: A mintaméret (4, 8, 12 és 16) hatása az eltérés (vízszintes tengely) gyakorisági eloszlására a foltok számának függvényében (sorok: 2, 3 vagy 4 folt) és a mátrix kitöltésének függvényében (oszlopok: 20, 50 és 80%-os kitöltöttség). A fehér oszlopok csak a $\beta_{REL(1)}$ hibájának gyakoriságát, a sötétszürke oszlopok csak a $\beta_{REL(2)}$ hibájának gyakoriságát, míg a világosszürke oszlopok a $\beta_{REL(1)}$ és a $\beta_{REL(2)}$ átfedő gyakoriságát mutatják.

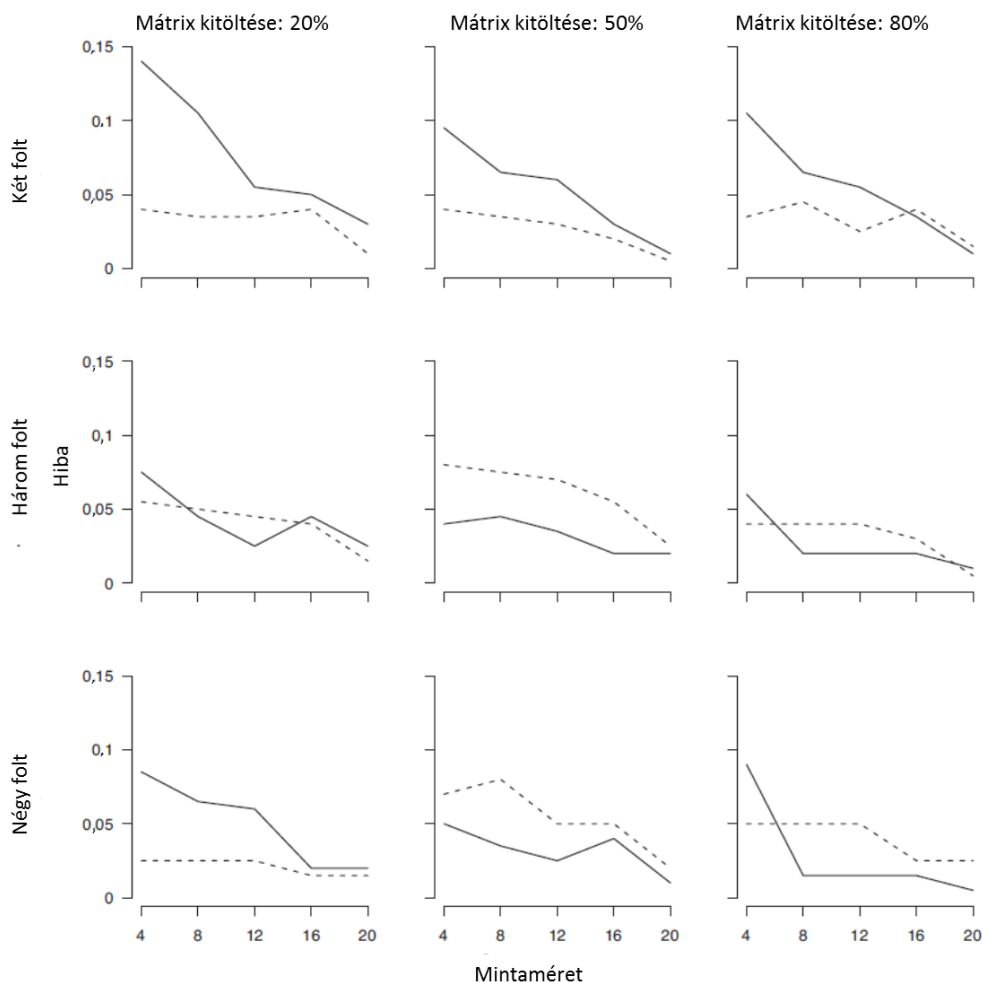
A relatív béta diverzitások variációja alatt az ismételt mérések értéktartományát értjük (Sokal és Rohlf 1995) és az eltéréshez hasonló módszerrel számoltunk. Fontos megjegyezni, hogy a variáció nem azonos a varianciával (*variation* \neq *variance*)! Azt tapasztaltuk, hogy a relatív béta diverzitás átlagos variációja a mintaméret növekedésével csökkent (hiszen a minták reprezentativitása javult), valamint azt, hogy a 2. szintű relatív béta diverzitás ($\beta_{REL(2)}$) variációja kisebb, mint az első szint relatív béta diverzitása ($\beta_{REL(2)}$, 16. ábra).



16. ábra: A mintaméret hatása a becslt relatív béta diverzitás átlagos variációjára a foltok számának (sorok: 2, 3 és 4 folt) valamint a mátrix kitöltése (oszlopok: 20, 50 és 80%) függvényében. A folytonos vonal a $\beta_{REL(1)}$ -t, míg a szaggatott vonal a $\beta_{REL(2)}$ -t jelöli.

A hiba számításához hasonló algoritmust használtunk, mint amivel a Kemence-patak tegzeseinek diverzitását vizsgáltuk. Akkor tekintettük a valós relatív béta diverzitást a mintavételi elrendezéstől függetlennek, ha értéke a véletlenül létrehozott értékek 95%-os konfidencia intervallumába beleesett. Ezt egy randomizációs tesztel vizsgáltuk 200 ismétlésben. A kiindulási mátrixunkat 4, 8, 12, 16 és 20 mintavételi egységgel mintáztuk és kiszámoltuk a becslt relatív béta diverzitásokat. Hogy eredményeink ne függjenek a kiindulási adatmátrixunk tulajdonságától, összesen 200 különböző kiindulási mátrixot használtunk. Számszerűsítettük az elsőfajú (az a valószínűség, amikor elvetjük a null hipotézist annak ellenére, hogy az igaz) és a másodfajú (annak a valószínűsége, hogy nem vetjük el a null hipotézist, pedig az hamis) hibát (Zar 1999). Eredményeink azt mutatják, hogy a hiba általában alacsony szinten van, a mintaméret

növekedésével csökken, illetve hogy az elsőfajú hiba sokkal érzékenyebb a mintaméretre, mint a másodfajú hiba (17. ábra).



17. ábra: A mintaméret hatása az elsőfajú (folytonos vonal) és másodfajú (szaggatott vonal) hibára különböző foltszámoknál (sorok: 2, 3 és négy folt) és mátrix kitöltésnél (oszlopok: 20, 50 és 80%).

Foglaljuk össze röviden, hogy miről szólt ez az alfejezet! Bemutattuk, hogy hierarchikus mintavételi elrendezés esetén alkalmazott diverzitásfelosztás erősen függ a mintamérettől, illetve a mintavételi egységek aggregációjától (fókusz). A probléma orvoslására javaslatot tettünk egy olyan, helypárok vizsgálatán alapuló módszerre (relatív béta diverzitás), ami független a mintamérettől (hiszen minden érték egy mintavételi egységtől egy másik mintavételi egységig mért diverzitásváltozást mér), illetve a mintavételi egységek aggregációjától. Javaslatot tettünk továbbá arra, hogy hogyan lehet a tájelemek béta diverzitáshoz való hozzájárulását meghatározni

(hozzájárulási érték). Végezetül bemutattuk, hogy az új módszer statisztikai értelemben jól működik. Amennyiben összehasonlítjuk az új módszert a diverzitásfelosztással (3. táblázat), akkor azt tapasztaljuk, hogy azok egymás kiegészítői. Meggyőződésünk, hogy a relatív béta diverzitás és a hozzájárulási érték lehetőséget teremt a béta diverzitás alaposabb megismerésére.

3. táblázat: A diverzitásfelosztás (Lande 1996) és az új módszer összehasonlítása

	Diverzitásfelosztás	Új módszer
Béta diverzitás értelmezhetősége	A hierarchiaszint nyers hozzájárulását fejezi ki	A hierarchiaszint relatív hozzájárulását fejezi ki.
Érzékenysége a skálafüggőségre	Felosztások közötti, illetve azokon belüli összehasonlítás meglehetősen problematikus	Ha a mintavételi egység mérete azonos, akkor nem skálafüggő
Valódi felbontás? (az alfa és a béta diverzitások összege egyenlő a gamma diverzitással?)	Igen	Nem
Képes a tájélem béta diverzitáshoz való hozzájárulását kifejezni?	Nem	Igen

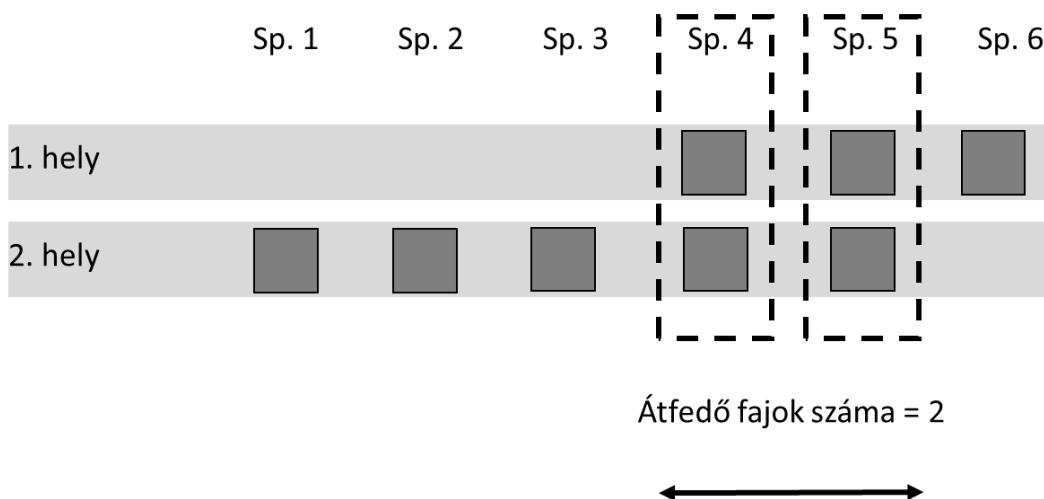
3.3. Teljes adatmátrixot vizsgáló függvények

Mint ahogy azt az előző fejezetben láttuk, a közösségi variáció (vagy béta diverzitás) számszerűsítésének egyik módszere a helypárok különbözőségi mutatóinak meghatározása majd átlagolása (alternatív módszerek ugyanakkor megtalálhatók Legendre és De Cáceres 2013 munkájában). Egyes vélemények szerint azonban a helypáronként tapasztalt különbözőség átlaga nem képes megfelelő módon jellemezni a teljes adatmátrix tulajdonságait, ezért speciális függvényekre van szükség (Diserud és Ødegaard 2007, Baselga 2013). Ugyan a teljes adatmátrixot vizsgáló függvényekre komoly figyelem irányult az utóbbi években, összességében mégis nagyon keveset tudunk róluk. Egy nemrég megjelent áttekintő cikk tudatosan kihagyta a megvitatásukat (Legendre és De Cáceres 2013), továbbá egy új cikk új terminológiát és függvényeket is javasolt (Arita 2017). Sajnálatos módon azonban a teljes adatmátrixot vizsgáló függvények növekvő száma, a gyakran meglehetősen bonyolult sikerült matematikai formulák elterjedése, valamint nem utolsósorban a hasonlósági

(közösségek átfedését vizsgáló) és a különbözőségi (közösségek béta diverzitását vizsgáló) függvények egymástól független fejlesztése nem segíti az alkalmazott ökológus tisztánlátását. Ebben a fejezetben tisztázunk néhány fogalmat, áttekintjük a teljes adatmátrixot vizsgáló függvényeket, majd pedig összehasonlítjuk viselkedésüket mesterséges és valós adatok felhasználásával.

3.3.1. Közösségek fajkészletének átfedése

Elsőként nézzük meg, hogy egy olyan egyszerűnek tekinthető fogalom, mint a közösségek átfedése (*community overlap*) hogyan jelenik meg az irodalomban! Arita (2017) például azt állítja, hogy a [közösségek] átfedése "megfelel azon fajok számának, amelyeket a helyek megosztanak", vagyis azon fajok számának, amely fajok több helyen előfordulnak. Ugyanebben a cikkben Arita (2017) azt is állítja, hogy közösségek átfedése "azon helyek száma, amelyek közös fajt tartalmaznak". Ezen definíciók nyilvánvalóan zavarba ejtők még akkor is, ha azok valamilyen módon kapcsolatba hozhatók a közösségek átfedésével. Érdemes rögtön az elején tisztázni, hogy a közösségek átfedése egy jelenség, ami különféleképpen mérhető. Ebből következik, hogy első lépésben el kell különítenünk a jelenséget és az annak mérésére használatos függvényeket. Nyilvánvaló, hogy Arita állítása (2017) nem felel meg ennek a kíváncsúnak, mert ugyanazt a szót (közösségek átfedése) használja a jelenségre, valamint két függvényre is. Amennyiben két hely fajkészletének átfedését vizsgáljuk, akkor a két hely fajkészlete felosztható *átfedő* és *nem átfedő* fajokra, a két közösség fajkészletének átfedését pedig legegyszerűbben az *átfedő fajok* számával írhatjuk le (18. ábra).



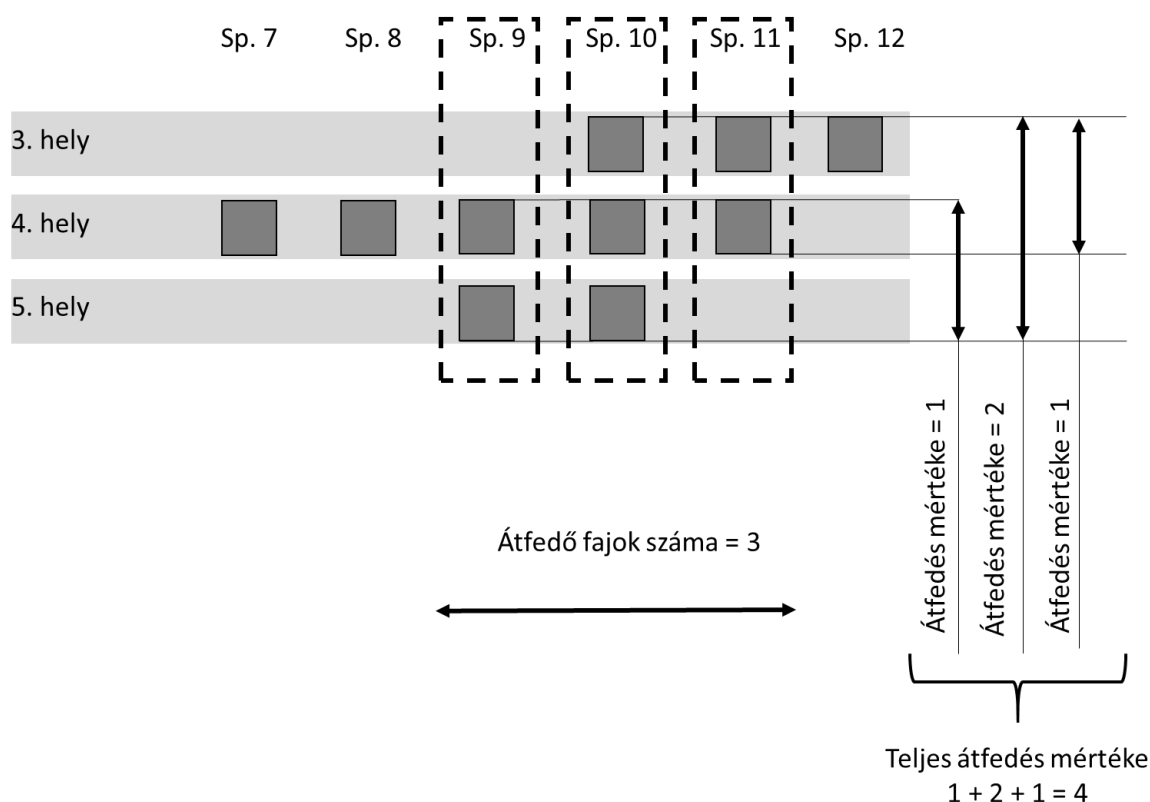
18. ábra: A közösségek fajkészlet-átfedésének értelmezése két hely vizsgálata esetén

Ugyanakkor a helyzet bonyolódik, ha egyszerre több hely fajkészletének átfedését vizsgáljuk (19. ábra). Célszerű megtartani az *átfedő fajok számát*, mint egy függvényt, ugyanakkor az ábra tanulmányozása során egyértelműen megállapítható, hogy az átfedő fajok száma nem írja le teljeskörűen több hely fajkészletének átfedését. Ugyanis az átfedő fajok különbözhetnek az átfedés mértékében, amit Arita (2017) munkája nyomán mérjünk a faj (j) előfordulási gyakorisága (n_j) mínusz eggyel:

$$n_j - 1 \quad (21)$$

Rögtön adódik, hogy a többhelyes közösségek fajkészlet-átfedését (T a teljes fajkészlet) jellemezhetjük az átfedő fajok átfedés-mértékének összegével:

$$\sum_{j=1}^T n_j - T \quad (22)$$



19. ábra: A közösségek fajkészlet-átfedésének értelmezése többhelyes szituációban

3.3.2. Terminológiai javaslat a teljes adatmátrix hasonlatosságának méréséhez használt függvények osztályozásához

Első lépésben határozzuk meg a hasonlatosság (*resemblance*) fogalmát úgy, hogy az magába foglalja a hasonlóságot és a különbözőséget is (Orlóci 1972). Mivel a hasonlósági és a különbözőségi függvények (általában) 0 és 1 között változnak (pl. 2. és 3. egyenlet), ezért egy adott függvény hasonlósági és különbözőségi formái egymás komplementereinek tekinthetők (összegük egy). Megkülönböztethetjük a Jaccard helypáronkénti hasonlatossági függvény hasonlósági (2. függvény) és különbözőségi (3. függvény) formáját. Mindez az jelenti, hogy egy hasonlatossági függvénynek két (matematikailag összefüggő) formája van: a hasonlósági és a különbözőségi forma.

Ha áttekintjük a teljes adatmátrixot vizsgáló (többhelyes) hasonlatossági függvényeket, akkor azt tapasztaljuk, hogy azok próbálják utánózni az eredeti (helypárookra alkalmazott) Jaccard, Simpson vagy Sørensen függvények tulajdonságait. Az utánzás következményeképpen az utánzott és az utánzó függvényeket *csoportoknak* (Legendre 2014), *típusoknak* (Arita 2017) vagy *családoknak* nevezik (Baselga 2012, Baselga és

Leprieur 2015, Podani és Schmera 2016). Ez a zavaros nomenklatúra azonban jelentősen hátráltatja a numerikus ökológia fejlődését. Ezért azt javasoljuk, hogy az első osztályozó terminológiája szerint (Baselga 2012) nevezzük ezeket a csoportokat családoknak. Ennek megfelelően a módszereket Jaccard, Simpson és Sørensen családokba sorolhatjuk.

A családok és a formák azonban nem biztosítják a függvények teljes körű osztályozását. Érdekes a családokon és a formákon túl azt is figyelembe venni, hogy milyen matematikai komponenseket használnak a módszerek. Egyes módszerek csupán helypárok komponenseit használják fel (pl. 2-7 függvény), más függvények az adatmátrix általános komponensét használják, mint például a teljes átfedés mértéke (22. egyenlet), megint mások pedig az együttes diverzitást (*co-diversity*) használják. Az együttes diverzitás Arita és munkatársai által (Arita 2017, Trejo-Barocio és Arita 2013) definiált függvény, amely egy faj helypáronkénti előfordulási számát írja le. Végezetül vannak olyan függvények, amelyek egyszerre használnak helypárookra jellemző és általános komponenseket is. Ezeket kevert komponensű függvényeknek nevezhetjük. Javasoljuk, hogy egy teljes adatmátrix hasonlatosságának mérésére alkalmas módszerek matematikai komponensek szerinti csoportosítását nevezzük eljárásnak. Mindezek alapján egy teljes adatmátrix hasonlatosságának mérésére szolgáló módszereket formákra (hasonlóság és különbözőség), családokra (Jaccard, Simpson, Sørensen) és eljárásokra (általános, átlagos páronkénti, együttes diverzitás, kevert komponensű) oszthatjuk.

3.3.3. Teljes adatmátrixot vizsgáló módszerek osztályozása

Vizsgáljuk most meg, hogy hogyan lehet több hely hasonlatosságát mérni. A legegyszerűbb - és már ismertetett - módszer talán az, amikor helypáronként megmérjük a hasonlóságot/különbözőséget, majd pedig kiszámoljuk a kapott értékek átlagát. Erre a módszerre, mint *átlagos páronkénti* eljárás fogunk hivatkozni. Az eljáráson belül megkülönböztethetünk különféle index családokat (mint Jaccard, Simpson és Sørensen), illetve formákat (hasonlósági és különbözőségi forma).

A teljes adatmátrixot vizsgáló módszerek másik csoportja a teljes adatmátrixot egyszerre vizsgáló függvények (4. táblázat).

4. táblázat: A teljes adatmátrixot egyszerre vizsgáló hasonlatossági függvények áttekintése. (N : helyek száma, T : teljes fajszám, t_i : a fajok száma i helyen, n_j : azon helyek száma, ahol j faj előfordul, o : a helyek sorrendje fajszám szempontjából a legkisebbtől a legnagyobbig, g_o : az o sorrendű helyek előfordulási gyakorisága, b_{kl} : a k helyen egyedi fajok száma l hellyel való összehasonlításban, b_{lk} : az l helyen egyedi fajok száma k hellyel való összehasonlításban).

Eljárás	Család	Forma	Függvény	Rövidítés	Hivatkozások
Általános	Jaccard	hasonlóság	$\frac{\sum_i t_i - T}{T(N-1)}$	4t/1	Koch (1957), Chao et al. (2012) Gotelli és Chao (2013), Arita (2017)
		különbözőség	$\sum_j \frac{N - n_j}{T \times N} \times \frac{N}{N-1}$	4t/2	Ricotta és Pavoine (2015, in their Appendix S2)
	Simpson	hasonlóság	$\frac{\sum_j n_j - T}{\sum_j p_j - \max(t_i)}$	4t/3	Arita (2017)
	Sørensen	hasonlóság	$\frac{N}{N-1} \left(1 - \frac{T}{\sum_i t_i}\right)$	4t/4	Diserud és Ødegaard (2007), Chao et al. (2012), Gotelli és Chao (2013) and Arita (2017)
		különbözőség	$\frac{\sum_i (T - t_i)}{(N-1) \sum_i t_i}$	4t/5	Ricotta és Pavoine (2015, lásd S2 Függeléküket)
Kevert komponensű	Jaccard	különbözőség	$\frac{[\sum_{k<l} \min(b_{kl}, b_{lk})] + [\sum_{k<l} \max(b_{kl}, b_{lk})]}{[\sum_i t_i - T] + [\sum_{k<l} \min(b_{kl}, b_{lk})] + [\sum_{k<l} \max(b_{kl}, b_{lk})]}$	4t/6	Baselga (2012)
	Simpson	hasonlóság	$\frac{\sum_i t_i - T}{(\sum_i t_i - T) + \sum_{k<l} \min(b_{kl}, b_{lk})}$	4t/7	Baselga et al. (2007)
	Sørensen	különbözőség	$\frac{[\sum_{k<l} \min(b_{kl}, b_{lk})] + [\sum_{k<l} \max(b_{kl}, b_{lk})]}{2[\sum_i t_i - T] + [\sum_{k<l} \min(b_{kl}, b_{lk})] + [\sum_{k<l} \max(b_{kl}, b_{lk})]}$	4t/8	Baselga (2010)
Együttes diverzitás	Jaccard	hasonlóság	$\frac{\sum_j n_j^2 - \sum_j n_j}{TN(N-1)}$	4t/9	Arita (2017)
	Simpson	hasonlóság	$\frac{\sum_j n_j^2 - \sum_j n_j}{2 \sum_o (N - o) g_o}$	4t/10	Arita (2017)
	Sørensen	hasonlóság	$\frac{\sum_j n_j^2 - \sum_j n_j}{(N-1) \sum_i t_i}$	4t/11	Arita (2017)

Bár a teljes adatmátrixot vizsgáló függvények története az 50-es évekbe nyúlik vissza (Koch 1957, 4t/1-es függvény), a további fejlesztések csupán az utóbbi években történtek. Az általános eljárások közé sorolt hasonlósági függvények a tapasztalt teljes átfedés mértékét (22. függvény, valamint $\sum_j n_j = \sum_i t_i$, lásd Arita 2017, Arita et al. 2008,

2012) osztják el az N helyen és T teljes fajszám esetén tapasztalható maximális teljes átfedés mértékével ($t_4/1$. függvény); illetve a maximális teljes átfedés mértékével, ha a helyek fajkészlete egymásbaágyazott ($t_4/3$. függvény). Egy további lehetőség, hogy a fajkészletek átlagos átfedését a helyek átlagos fajkészletével osztjuk el ($t_4/4$. függvény).

Baselga és munkatársai (Baselga 2010, Baselga 2012, Baselga et al. 2007) Diserud és Ødegaard (2007) javaslata alapján a $\sum_i t_i - T$ kifejezést használták az "átfedő fajok" kifejezésére többhelyes vizsgálat esetében. Az egyedi fajokat azonban helypáronként határozták meg ($t_4/6-8$. függvények). Egy lehetséges probléma ezzel az eljárással az, hogy a teljes átfedés mértéke (általános eljárás) és a helypáronként átfedő fajok száma (helypáronkénti eljárás) nem ugyanazt az értéket mutatja (Arita 2017), ezért a függvény ökológiai értelmezhetősége kérdéses.

Végezetül, Arita (2017) javaslatot tett egy olyan eljárásra, ami az együttes diverzitáson, vagyis a fajok helypárokon való együttes előfordulásán alapul. A helypárokon tapasztalt együttes előfordulásokat osszuk el a lehetséges helypáronkénti együttes előfordulásokkal abban az esetben, ha a helyek fajkészlete egymásbaágyazott mintázatot mutat ($t_4/10$. függvény), az N helyen T fajjal tapasztalható maximális együttes előfordulással ($t_4/9$. függvény), illetve a helypárok átlagos fajgazdagságával ($t_4/11$. függvény). Fontos megemlíteni, hogy a 4. táblázat tudományos értéke nem csak abban rejlik, hogy a teljes adatmátrixot vizsgáló (többhelyes) hasonlatossági függvények első osztályozását adja, hanem abban is, hogy a különböző matematikai egyenletek segítségével bemutatott függvényeket rendszerezi.

3.3.4. Néhány függvény egyszerűsítése

Néhány kevert komponensű hasonlatossági függvény első publikálása sajnos túlságosan bonyolult matematikai egyenlettel történt. Az egyszerűbb használatuk érdekében javaslatot teszünk a Baselga (2012) által javasolt $t_4/6$ -os függvény:

$$\frac{\sum_{k < l} (b_{kl} + b_{lk})}{(\sum_i t_i - T) + \sum_{k < l} (b_{kl} + b_{lk})} \quad (23)$$

illetve a Baselga (2010) által javasolt 4t/8-as egyenlet matematikai egyszerűsítésére:

$$\frac{\sum_{k < l} (b_{kl} + b_{lk})}{2(\sum_i t_i - T) + \sum_{k < l} (b_{kl} + b_{lk})} \quad (24)$$

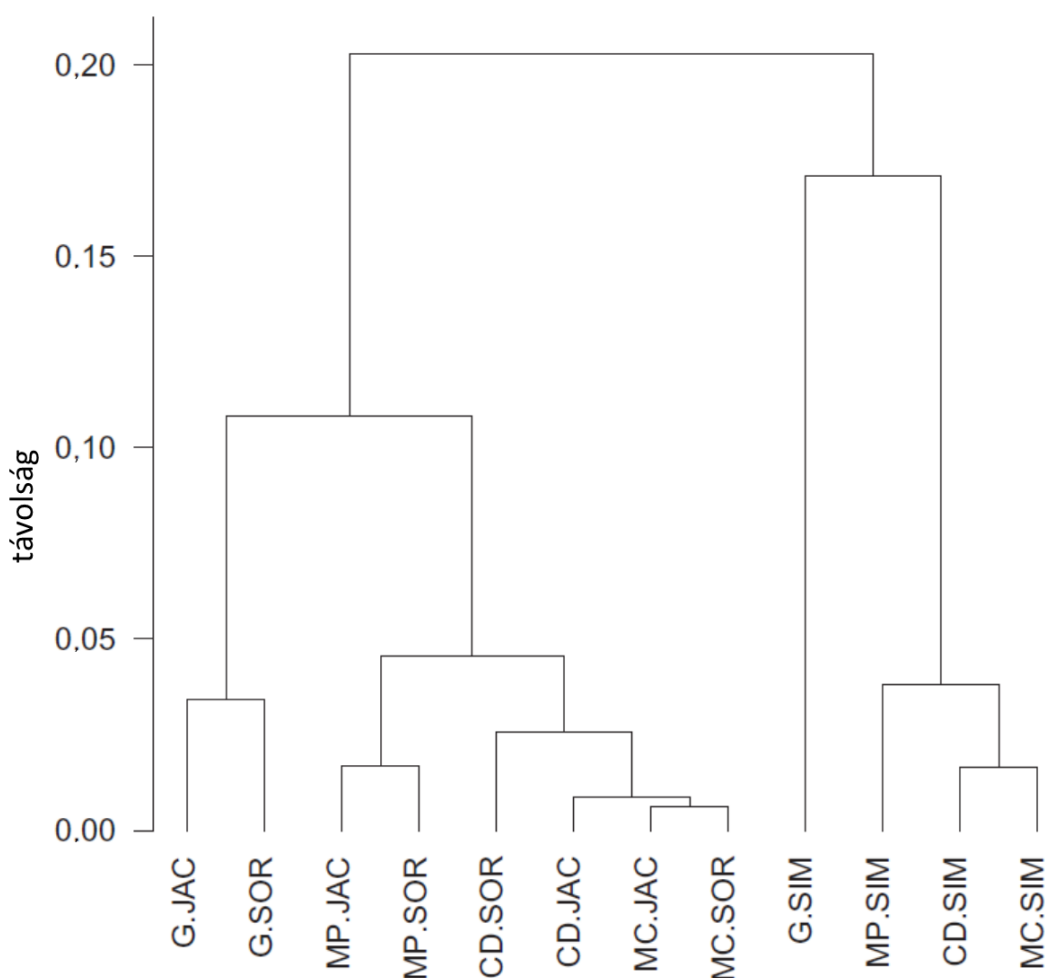
3.3.5. Teljes adatmátrix hasonlatosságát vizsgáló módszerek összehasonlítása

Ebben a fejezetben összehasonlítjuk a teljes adatmátrix hasonlóságát vizsgáló módszereket. Habár minden esetben hasonlósági formákat használtunk, ez nem korlátozza az eredményeink értelmezhetőségét, mert a hasonlósági és különbözőségi formák komplementek. A módszereket két tagból álló rövidítéssel jelöltük. Az első tag az eljárás angol nyelvű rövidítése (G: általános, MP: átlagos páronkénti, CD: együttes diverzitás, MC: kevert komponensű, összesen 4 lehetőség), míg a második tag (amit egy ponttal választunk el az előző tagtól) a család rövidítését jelenti (JAC: Jaccard, SIM: Simpson, SOR: Sørensen, összesen 3 lehetőség). Következésképpen az 5 ismert eljárás 3 ismert családjának összes kombinációját (12 módszer) megvizsgáltuk. Az alkalmazott rövidítési rendszerben az MP.JAC az átlagos páronkénti Jaccard hasonlóságot (helypáronként vizsgált 2. függvény átlaga), míg a G.SOR rövidítés az általános Sørensen hasonlóságot jelöli (4t/4-es függvény).

Első lépésben a módszerek összehasonlítását 4 × 4-es (4 hely × 4 faj) mesterségesen létrehozott adatmátrixokban vizsgáltuk (létrehozásuk a 3.1-es alfejezetben részletesen leírva). Amikor nem találtunk hasonlósági formát, akkor az 1-"különbözőség" formát használtuk. A módszerek összehasonlításához Pearson korrelációt használtunk, majd pedig a korrelációt távolsággá alakítottuk (távolság = 1 - korreláció). A módszerek így kapott távolságai, illetve UPGMA algoritmus felhasználásával dendrogramokat hoztunk létre, illetve a távolságokat főkoordináta módszerrel (metrikus többdimenziós skálázás) ábrázoltuk. R környezetben (R Core Team 2016) használtuk a *gtools* (Warnes

et al. 2014), illetve a *betapart* (Baselga et al. 2013) csomagokat, valamint a SYN-TAX 2000 programcsomagot (Podani 2001).

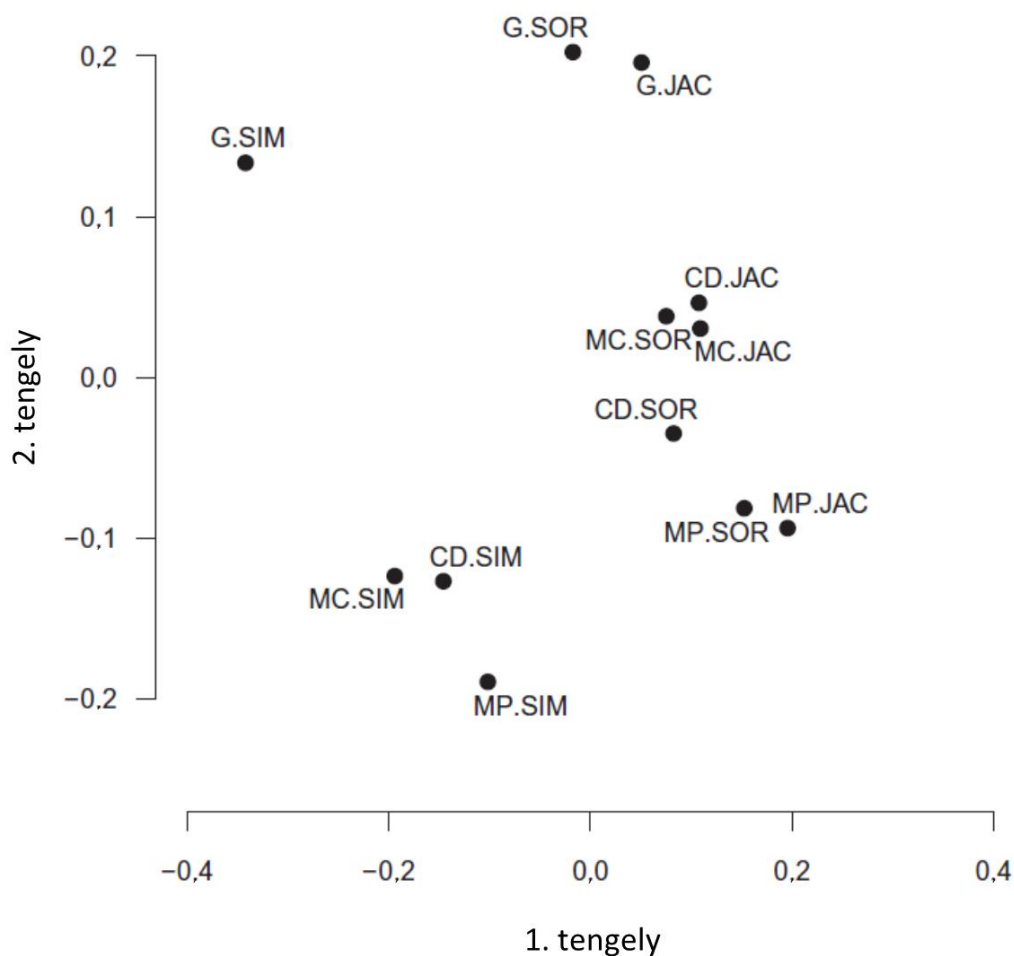
A dendrogram szerint (20. ábra) a Simpson családba tartozó függvények (SIM) egy csoportot alkotnak és jelentősen elkülönülnek a Jaccard és a Sørensen családba tartozó módszerektől. Az utóbbi csoportban az általános (G) eljárások elkülönülnek a többiektől.



20. ábra: A teljes adatmátrix hasonlóságát vizsgáló módszerek összehasonlítása UGMA módszerrel 41503 mesterségesen létrehozott 4×4 -es adatmátrix alapján. Rövidítések: G: általános, MP: átlagos páronkénti, CD: együttes diverzitás, MC: kevert komponens eljárás, míg a JAC: Jaccard, SIM: Simpson, és a SOR: Sørensen családot jelöl.

A főkoordinátamódszer (21. ábra) hasonló eredményeket mutat. Az első tengely elválasztja a Simpson családba tartozó módszereket a Jaccard és a Sørensen családba tartozó módszerektől, míg a második tengely elválasztja az általános eljárásokat a

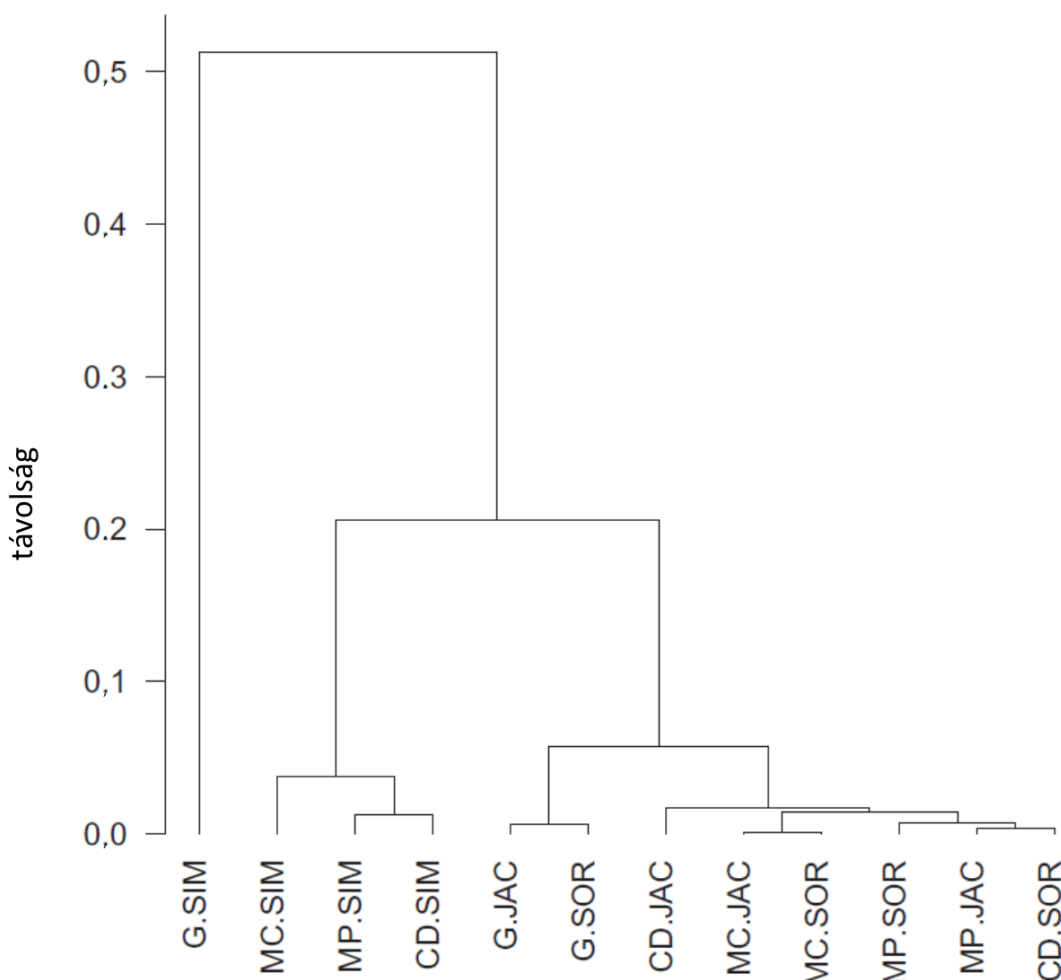
többieként. Mivel a tengelyek a teljes variancia 44 és 29%-át magyarázzák, ezért levonhatjuk azt a következtetést, hogy a családoknak nagyobb hatása van az eredményekre, mint az eljárásoknak.



21. ábra: A teljes adatmátrix hasonlóságát vizsgáló módszerek összehasonlítása főkoordináta módszerrel 41503 mesterségesen létrehozott 4×4 -es adatmátrix alapján (jelölés: lásd 20. ábra).

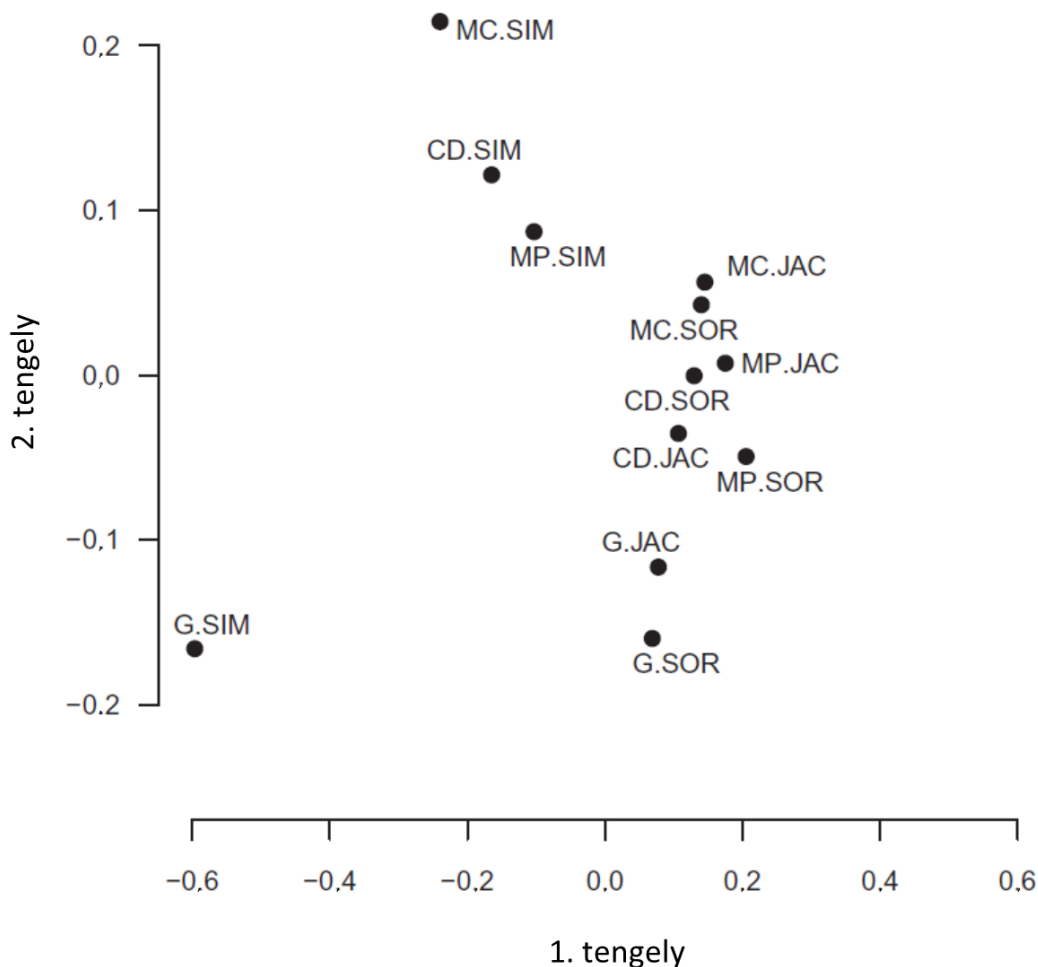
A 4×4 -es adatmátrixszal lehetőségünk volt az adatmátrix összes lehetséges esetét megvizsgálni. Azonban egy 4×4 -es adatmátrix nagyon különbözik a természetben felvett adatmátrixoktól. Ezért létrehoztunk 100 darab 10×10 -es adatmátrixot is (lásd részleteket a 3.1-es alfejezetben). Az elemzéseket az előzőekben leírt módszerrel végeztük.

A dendrogram szerint (22. ábra) a G.SIM módszer jelentősen különbözik a többi módszertől. Az MC.SIM, az MP.SIM és a CD.SIM módszer egy csoportot alkot és elkülönül a Jaccard és a Sørensen családokat tartalmazó módszerektől.



22. ábra: teljes adatmátrix hasonlóságát vizsgáló módszerek összehasonlítása UGMA módszerrel 100 mesterségesen létrehozott 10 × 10-es adatmátrix alapján (jelölés: lásd 20. ábra).

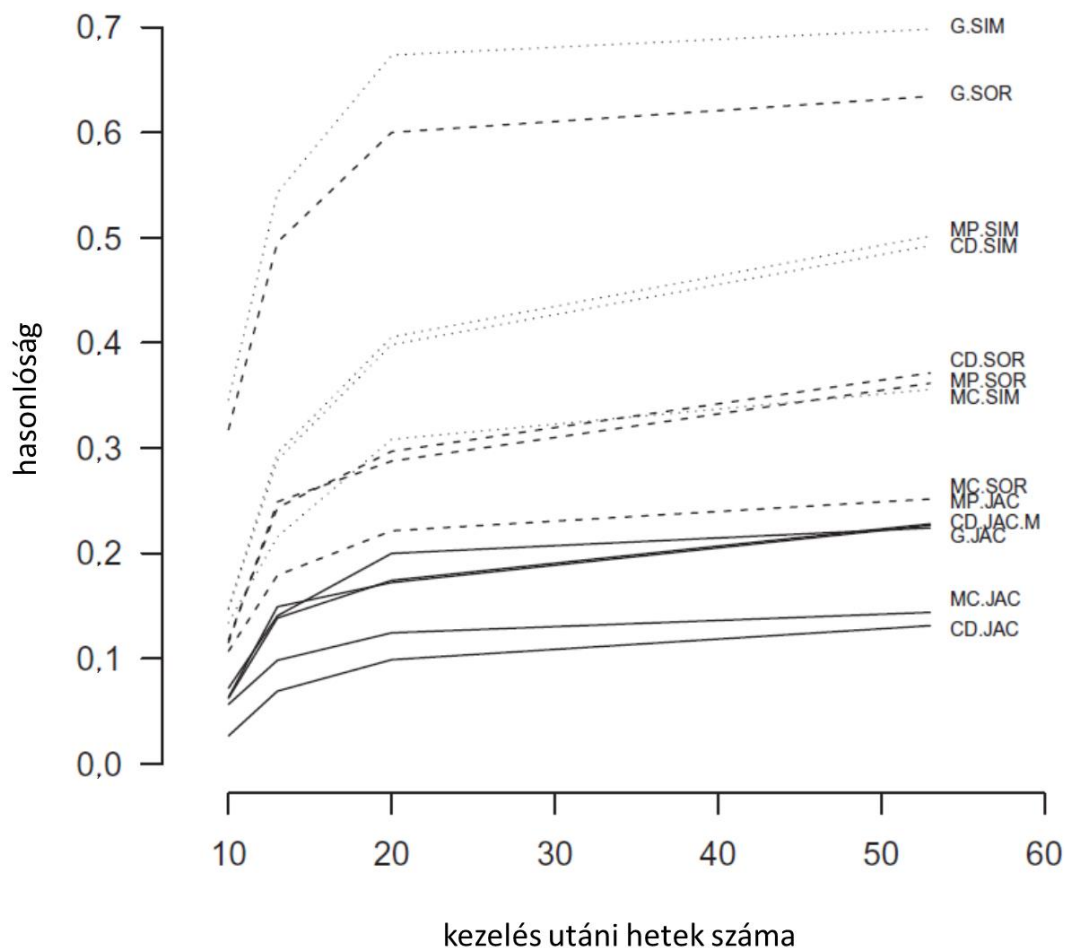
A főkoordinátaelemzés hasonló eredményeket mutat (23. ábra). Az általános eljárásba és Simpson családba tartozó módszer (G.SIM) jelentősen eltér a többi módszertől, ahogy azt a dendrogram is mutatja. Az első tengely a Simpson család tagjait választja el a többiektől, míg a második tengely az általános eljáráshoz tartozó módszereket a többiektől. Mivel az első és a második tengely a teljes variancia 68 illetve 16%-át magyarázza, azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a családnak lényegesen nagyobb hatása van a módszerre, mint az eljárásnak. A mesterséges adatok vizsgálata alapján, hogy a Simpson családhoz tartozó módszerek meglehetősen egyedi képet festenek a többhelyes hasonlósági mintázatokról.



23. ábra: A teljes adatmátrix hasonlóságát vizsgáló módszerek összehasonlítása főkoordináta módszerrel 100 mesterségesen létrehozott 10×10 -es adatmátrix alapján (jelölés: lásd 20. ábra).

Vizsgáljuk meg a módszerek tulajdonságait valós adatsor vizsgálatával is! Rey (1981) apró szigetekskék újra-kolonizációját vizsgálta a szigetek ízeltlábú faunájának kiirtását követően. A faunát hetente vizsgálta egy éven keresztül. Jelen dolgozatban a 10. 13. 20. és 53. hét gyűjtési adatait dolgozzuk fel. A négy adatmátrix megtalálható Atmar és Patterson (1995) publikációjában. A 6 vizsgált szigetekskéről 25, 27, 33 és 33 fajt mutattak ki. Ugyanezen az adatsoron Podani és Schmera (2011) az átlagos páronkénti Jaccard módszer megfelelőjével (SDR szimplex módszer) monoton növekvő hasonlóságot mutatott ki. Mindegyik módszer a hasonlóság időbeni növekedését mutatja (24. ábra). Ugyanakkor jelentős különbségeket is tapasztalhatunk. Ilyen például az, hogy az 53. héten a Jaccard együttes diverzitás (*co-diversity*) értéke (CD.JAC) 0,131, míg az általános Simpson (G.SIM) értéke 0,698. Mindez azt jelenti, hogy a kutató

által választott módszernek jelentős szerepe van az adatelemzésből való következtetés szempontjából.



24. ábra: A közösségi hasonlóság időbeni változása 12 módszer alapján (jelölés: lásd 20. ábra).

Összefoglalva elmondhatjuk, hogy számos módszer létezik a teljes adatmátrixban fellelhető hasonlatosság kifejezésére. A gyakorló ökológus támogatására javaslatot tettünk egy osztályozásra, ami szerint eljárásokat, családokat és formákat különböztetünk meg. Mesterséges és valós adatokon végzett vizsgálataink azt mutatják, hogy a közösségi mintázatról levont következtetések jelentősen függnak az alkalmazott módszertől. Eredményeink a módszer kiválasztásának fontosságát hangsúlyozzák.

4. Jelleg alapú módszerek

4.1. Az SDR módszer kiterjesztése jelleg alapú vizsgálatokhoz

4.1.1. Bevezetés

A biodiverzitás változásának térbeli és időbeli megértése napjaink ökológiájának talán legnagyobb kihívása. A taxondiverzitás (TD) kétségtelenül a leggyakrabban alkalmazott diverzitás-konceptió. A TD minden egyes taxont ugyanolyan távolinak kezel függetlenül evolúciós kapcsolataiktól (Webb et al. 2002, Graham és Fine 2008) és az ökoszisztémában betöltött szerepüktől (Villéger et al. 2012, 2013). Nem csoda, hogy az elmúlt évtizedekben komoly érdeklődés mutatkozik a közösségek filogenetikus (PD) illetve funkcionális diverzitásának (FD) meghatározására (Devictor et al. 2010, Meynard et al. 2011, Stegen és Hurlbert 2011). Habár a TD, PD és a FD egymással magas korrelációt mutathat, azonban a biodiverzitás kétségkívül más-más aspektusát írják le.

A filogenetikus diverzitás a vizsgált taxonok evolúciós kapcsolatain alapszik (Faith 1992). Azonos TD-sal jellemzett közösségek jelentősen különbözhetnek PD szempontjából (Webb et al. 2002, Graham és Fine 2008). A PD-t leginkább filogenetikai fa vagy kladogram felhasználásával számítjuk ki.

A funkcionális diverzitás a biodiverzitás azon komponenseit foglalja magába, amelyek az ökoszisztéma funkcióját befolyásolják (Tilman et al. 2001). Előfordulhat, hogy egy jelentős taxondiverzitású közösség a funkcionális jellegek csupán kis változatosságát hordozza, így funkcionális diverzitása alacsony. A FD-t rendkívül változatos módon számszerűsíthetjük. Ilyen módszer a kvadratikus entrópia (Rao 1982, Botta-Dukát 2005), a dendrogram alapú módszerek (Petchey és Gaston 2002, 2006, Podani és Schmera 2006, 2007), valamint a funkcionális jellegek absztrakt térbeli kiterjedése is (Villéger et al. 2013, a kritikai észrevételeket illetően lásd Podani 2009).

Habár a béta diverzitást leginkább az eredeti javaslattal összhangban (Whittaker 1960, Anderson et al. 2011) a taxondiverzitással hozzák összefüggésbe ($T\beta$), növekvő igény

mutatkozik a filogenetikus és funkcionális béta diverzitás kifejezésére is (Swenson 2011). Ennek megfelelően a filogenetikus béta diverzitás ($P\beta$) lehetővé teszi a közösségekben megfigyelhető, filogenetikai szempontból bazális illetve terminális változások megkülönböztetését. Ezen mintázatok taxon alapú elemzésekkel nyilvánvalóan nem érzékelhetők (Graham és Fine 2008). A funkcionális béta diverzitás ($F\beta$) lehetővé teszi a közösségek közötti funkcionális különbségek kimutatását (Ricotta és Burrascano 2008).

Számos máig javasolt filogenetikai béta diverzitási formula helypárok vizsgálatán alapul. A két leggyakrabban használt filogenetikus béta diverzitás az UniFrac (a Jaccard index filogenetikai megfelelője, Lozupone és Knight 2005) és a PhyloSor (a Sørensen index filogenetikai változata, Bryant et al. 2008), de említésre méltó a kvadratikus entrópia taxonómiai, filogenetikai és funkcionális alkalmazása is (Devictor et al. 2010, de lásd a kritikai észrevételeket Chao et al. 2010 munkájában). Ezen eljárások a két összehasonlítandó hely filogenetikus fáit hasonlítják össze a két közösség közös és egyedi filogenetikus vonalainak figyelembevételével. Az így meghatározott filogenetikus béta diverzitások azonban csupán korlátozottan használhatók a béta diverzitást meghatározó folyamatok azonosítására, hiszen maga a béta diverzitás nincs felbontva összetevőkre. Egy kicsit másképp megfogalmazva: nem tudjuk eldönteni, hogy az evolúciós vonalak kicserélődése, vagy pedig azok különbsége tehető felelőssé a tapasztalt béta diverzitásért (Leprieur et al. 2012, Villéger et al. 2013).

A fejezet célkitűzése az SDR módszer kiterjesztése filogenetikai és funkcionális vizsgálatokhoz. A kiterjesztés eredményeképpen lehetőség kínálkozik a béta diverzitás minden aspektusát ($T\beta$, $P\beta$ és $F\beta$) kicserélődési és különbségi komponensekre bontani.

4.1.2. A javaslat algebrai megfogalmazása

Javaslatunk szerint a vizsgálandó közösségek (több mintavételi hely) teljes fajkészletét figyelembe véve hozzunk létre egy olyan globális fát, ami a vizsgált teljes - több mintavételi helyről származó - fajkészlet filogenetikus vagy funkcionális kapcsolatrendszerét reprezentálja. Az így kapott globális fa $G = (V, E)$ magában foglal V csomópontot és E élt. A G terminális csomópontjai maguk a taxonok (fajok), míg a belső csomópontok testvércsoportokat, vagy összevonási pontokat jelentenek egy

hierarchikus osztályozásban. Minden egyes közösségben kiválasztjuk azokat az éleket, amelyek összekötik az adott közösség terminálisait (az adott közösség fajait) a globális fa gyökerével. Következésképpen, minden egyes j közösséghez kapunk egy fát $G_j = (V_j, E_j)$, ami a globális fa egy részletének (részfájának) tekinthető. Fontos megjegyezni, hogy a taxon diverzitást is lehet fa diagramként értelmezni. Ebben az esetben minden egyes faj egységnyi hosszúsággal közvetlenül kapcsolódik a globális fa gyökeréhez (csillag fa). Következésképpen a fák jó alapot szolgáltatnak a diverzitásmérés egységes módszertanához.

Definiáljuk a j közösség α diverzitását a következőképpen:

$$\alpha_j = \sum_{e_x \in E_j} l_x, \quad (25)$$

ahol l_x az e_x él hossza G_j -ben.

A teljes helypáronkénti különbözőséget definiáljuk a két közösség (j és k) azon élhosszainak összegeként, amely élek egyediek valamelyik közösségre nézve:

$$Kül_{jk} = \sum_{e_x \in E_j} l_x + \sum_{e_x \in E_k} l_x - 2 \sum_{e_x \in E_j \cap E_k} l_x \quad (26)$$

A különbözőség (*Kül*) ilyen módon történő definíciója már része a filogenetikus béta diverzitás eszköztárának (UniFrac, Lozupone és Knight 2005, PhyloSor, Bryant et al. 2008). A javaslatunk az, hogy a különbözőség további két frakcióra bontható: kicserélődésre (REP) és különbségre (DIFF). Az első koncepció megfelel a j közösséghez tartozó egyedi ághosszak és a k közösséghez tartozó ugyanolyan hosszú ágakkal történő lecserélésének. Algebrai megfogalmazásban a következő egyenletet használhatjuk:

$$REP_{jk} = 2 \min \left\{ \sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x - \sum_{e_x \in E_j} l_x, \sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x - \sum_{e_x \in E_k} l_x \right\} \quad (27)$$

A maradék frakció megfelel a két vizsgált közösség alfa diverzitásában tapasztalt különbségnek, ami a következőképpen írható le:

$$DIFF_{jk} = \left| \sum_{e_x \in E_j} l_x - \sum_{e_x \in E_k} l_x \right| = |\alpha_j - \alpha_k| \quad (28)$$

Végezetül, az így kapott értéket egy közös nevezővel kell osztani. A közös nevező nem más, mint a két közösségre (j és k) együttesen vonatkozó fateljes ághossza:

$$\gamma_{jk} = \sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x \quad (29)$$

Következésképpen két hely standardizált béta diverzitása (β_{jk})

$$\beta_{jk} = \frac{\sum_{e_x \in E_j} l_x + \sum_{e_x \in E_k} l_x - 2 \sum_{e_x \in E_j \cap E_k} l_x}{\sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x}, \quad (30)$$

a két hely relativizált kicserélődése (β_{REPL})

$$\beta_{REPL} = \frac{2 \min \left\{ \sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x - \sum_{e_x \in E_j} l_x, \sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x - \sum_{e_x \in E_k} l_x \right\}}{\sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x}, \quad (31)$$

míg a két hely relativizált különbsége pedig (β_{DIFF})

$$\beta_{DIFF} = \frac{\left| \sum_{e_x \in E_j} l_x - \sum_{e_x \in E_k} l_x \right|}{\sum_{e_x \in E_j \cup E_k} l_x}. \quad (32)$$

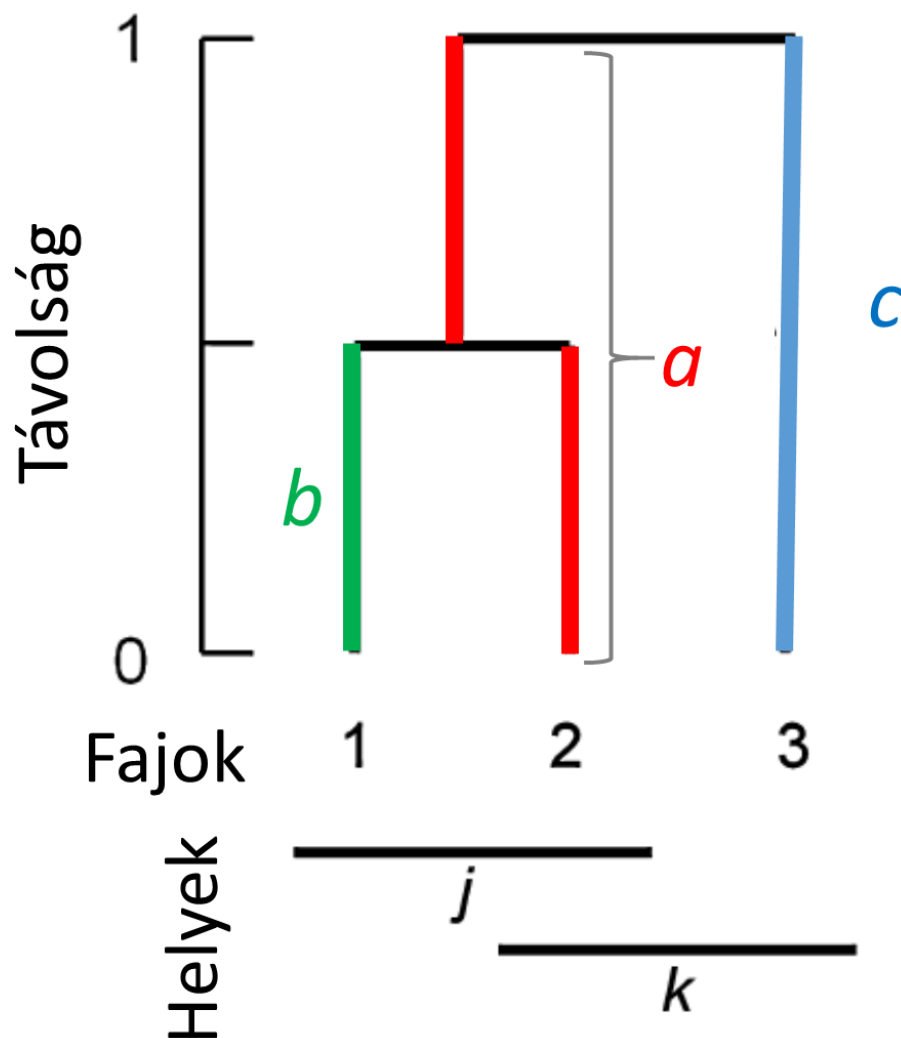
4.1.3. A javaslat értelmezése és összegzése

Az egyenletek egyértelműen leírják a javaslatunkat, azonban mégis érdemes egy egyszerű példával annak értelmezését bemutatni. Induljunk ki 3 faj filogenetikus vagy funkcionális diverzitásának ismeretéből (25. ábra). Tételezzük föl, hogy a három faj két darab egyenként kétfajos közösség (j és k) fajkészlete: a j közösség tartalmazza az 1. és a 2. fajt, míg a k közösség a 2. és a 3. fajt. Hasonlóan az SDR módszerhez, itt is kifejezhetjük a közös ághosszakat ($a = \sum_{e_x \in E_j \cap E_k} l_x$), a j közösség egyedi ághosszát

($b = \sum_{e_x \in E_j} l_x - \sum_{e_x \in E_j \cap E_k} l_x$), illetve a k közösség egyedi ághosszát ($c = \sum_{e_x \in E_k} l_x - \sum_{e_x \in E_j \cap E_k} l_x$). A 3.

egyenlet analógiájára a 30. egyenlet szerint kifejezhető a teljes relativizált béta diverzitás, a 14. egyenlet jobb oldalának 2. tagja analógiájára a 31. egyenlet szerint kifejezhető a relativizált kicserélődés, míg a 14. egyenlet jobb oldala 3. tagjának analógiájára a 32. egyenlet szerint a relativizált különbség. Tehát a bonyolult egyenletek valójában az SDR módszer során bemutatott koncepciót alkalmazzák filogenetikai (vagy funkcionális) ághosszak tekintetében.

Az SDR módszer kiterjesztése lehetőséget teremt a taxonómiai, filogenetikai és funkcionális béta diverzitások ($T\beta$, $P\beta$ és $F\beta$) ugyanazon módszertan szerinti mérésére, illetve kicserélődési és különbözőségi komponensekre történő felbontására.



25. ábra: Elméleti példa az SDR módszer filogenetikai és funkcionális kiterjesztésére. A példa j és k helyek béta diverzitásának felbontását mutatja relativizált kicserélődésre és relativizált különbségre.

A két hely közös (a), a j hely egyedi (b), valamint a k hely egyedi (c) diverzitásának [ághosszának] megállapítását követően a teljes béta diverzitás $(b+c)/(a+b+c)$, a kicserélődés $2\min(b,c)/(a+b+c)$, míg a különbség pedig $|b-c|/(a+b+c)$.

4.2. Jelleg alapú vizsgálatok vízi gerinctelenekkel: néhány probléma és megoldásuk

4.2.1. Hogyan kapcsoljuk össze a hely \times taxon és a jelleg \times taxon adattáblákat?

Egy áttekintő cikkünkben (Heino et al. 2013) makroökológiai szempontból vizsgáltuk a patakokban élő vízi gerinctelen közösségek jelleg alapú mintázatait. Rámutattunk, hogy Gayraud et al. (2003) cikke szerint az emberi zavarásnak különböző mértékben kitett közösségek elkülönítésében az abundanciával súlyozott jellegek rosszabbul szerepeltek, mint a jelenlét/hiány által súlyozott jellegek, illetve hogy ezen eredmények alapján Statzner és Beche (2010) az adatok jelenlét/hiány általi súlyozását javasolta. Felhívtuk a figyelmet arra, hogy ezen eredmények ellentmondanak azoknak a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos általános tapasztalatoknak, miszerint az abundanciával súlyozott jellegek jobban hasznosíthatók közösségek elkülönítésében. Végezetül azt a következtetést vontuk le (Heino et al. 2013), hogy a jelenlét/hiány és az abundancia által súlyozott jellegek alapján futtatott elemzéseket körültekintően kell elvégezni, hiszen az eredmények közötti különbségeket módszertani (adatok kezelése) és ökológiai (a vizsgált közösségek közötti valós) különbségek is okozhatják. Cikkünket elolvasva Monaghan és Soares (2014) azt állította, hogy Heino et al. (2013) szerint (1) az abundanciával súlyozott jelleg alapú vizsgálatoknak csekély magyarázó erejük van, illetve hogy (2) a log-transzformáció anomáliákat okoz a jelleg alapú elemzésekben. Mi nem értünk egyet a Monaghan és Soares által levont következtetésekkel, mert mi (1) ezt nem így állítottuk (lásd fentebb), illetve (2) véleményünk szerint az abundancia adatok log-transzformációja is értelmezhető ökológiai szempontból.

A taxonokról összegyűjtött információk összegezhetők egy taxon \times jelleg ($s \times t$) adatmátrixban (**A**), ahol a sorok a taxonok, az oszlopok pedig a jellegek. Formálisan kifejezve:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1t} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2t} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{s1} & a_{s2} & \dots & a_{st} \end{bmatrix}$$

A mátrix minden egyes értéke (a_{ij}) úgy meghatározott, hogy $\sum_{j=1}^t a_{ij} = 1$ minden sor (i) esetén (Bady et al. 2005). Definíció szerint az a_{ij} érték a j jelleg relatív fontosságát fejezi ki i taxon esetében. Például, ha az adott taxonnak kizárólag felaprózó funkciója van, akkor nyilvánvalóan más funkciót (pl. ragadozó) nem tölthet be: egy a_{ij} érték 1, míg a többi 0. Ha több funkciója van, akkor általánosan $0 < a_{ij} < 1$. Monoghan és Soares (2014) a következő adatmátrixot adta meg azzal a különbséggel, hogy ők a nulla értékeket nem írták ki:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0.17 & 0 & 0.5 & 0.33 & 0 \\ 0 & 0.75 & 0.25 & 0 & 0 \\ 0 & 0.2 & 0 & 0.2 & 0.6 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0.5 \\ 0 & 0.4 & 0.6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.75 & 0.25 \\ 0.25 & 0 & 0.75 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

A mintavételi helyeken gyűjtött taxonokat pedig egy taxon \times hely ($s \times z$) adatmátrixba rendezhetjük (\mathbf{B}), ahol a sorok a taxonok, az oszlopok pedig a helyek. A mátrix minden értéke (b_{ik}) az i taxonból a k helyen gyűjtött egyedek száma:

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} & & b_{1z} \\ b_{21} & b_{22} & & b_{2z} \\ & & b_{jk} & \\ b_{s1} & b_{s2} & & b_{sz} \end{bmatrix}$$

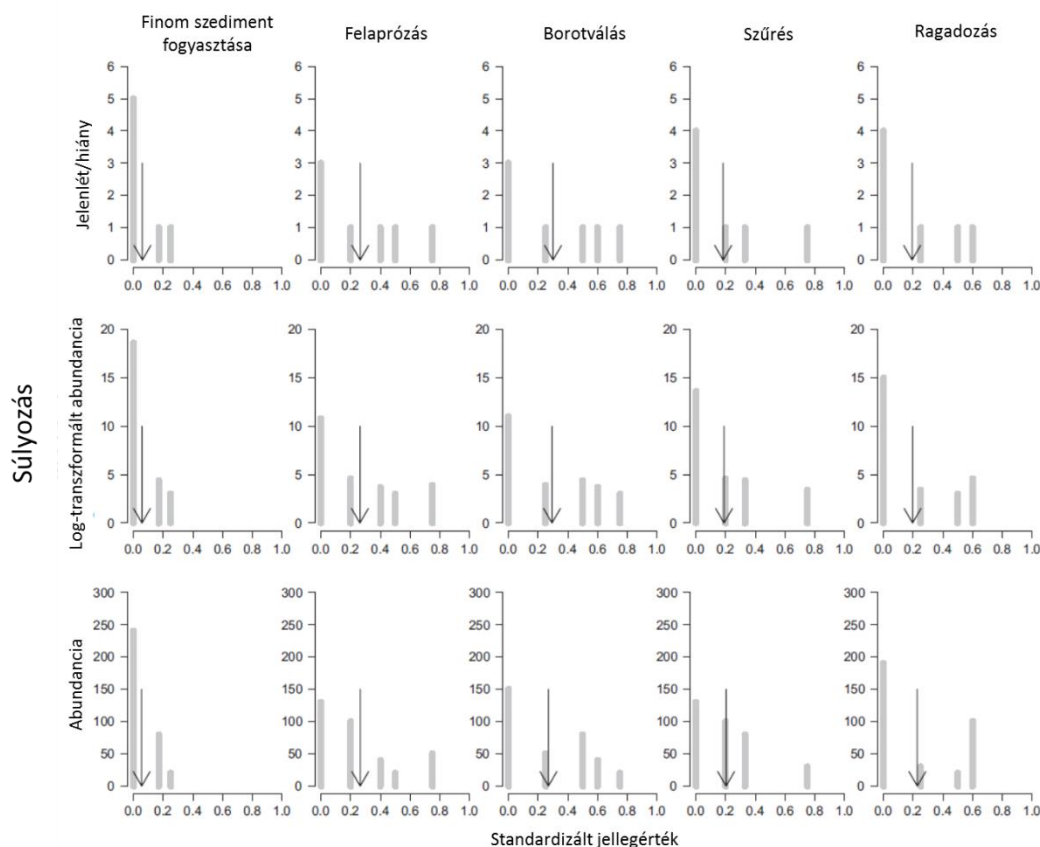
Monoghan és Soares (2014) második táblázatában egy ilyen mátrixot illusztrál azzal a megkötéssel, hogy \mathbf{B} csupán egyetlen hely adatait mutatja be, így maga a mátrix egy oszlopvektor (\mathbf{b}) formájában jelenik meg:

$$\mathbf{b} = \begin{bmatrix} 80 \\ 50 \\ 100 \\ 20 \\ 40 \\ 30 \\ 20 \end{bmatrix}$$

Monaghan és Soares (2014) azt írja, hogy a jellegek súlyozása esetében tisztában kell lenni annak potenciális "következetlenségével". Ez a kijelentés abból adódik, hogy Monaghan és Soares (2014) által alkalmazott súlyozás nem ugyanaz, mint a Charvet et al. (2000) valamint Statzner et al. (2001) esetében használt. Charvet et al. (2000) és Statzner et al. (2001) az egyes jellegértékeket megszorozták a hozzájuk tartozó abundancia értékekkel, majd pedig elosztották a vízi gerinctelenek teljes abundanciájával annak érdekében, hogy egy közösségi szintű jellegértéket kapjanak. Ezzel ellentétben Monaghan és Soares (2014) Archaimbault et al. (2005) valamint Larsen és Ormerod (2010) munkái szerint nem hajtotta végre az utolsó osztást. Következésképpen a vízfolyásökológiában a "súlyozás" alatt két különböző dolgot is érthetünk: egyesek a jellegértékeket arányokkal súlyozzák, míg mások abundanciával szorozták. Összefoglalva megállapíthatjuk, hogy a vízi gerinctelenekkel foglalkozó kutatók a súlyozás alatt két különböző eljárást értenek: az egyik szó szerinti súlyozás, míg a másik inkább standardizálásnak fogható fel.

Monaghan és Soares (2014) a logaritmikus transzformáció "következetlenségét" azzal magyarázza, hogy amennyiben a jellegértékeket az abundancia logaritmusával szorozzuk (értelmezésük szerint log-abundanciával történő súlyozás), akkor a szorzat logaritmikusan visszatranszformált értéke nem egyezik meg a jellegérték és nyers abundancia szorzatával. Mi úgy véljük, hogy ez a "probléma" egyrészt a jellegértékek alkalmazott "súlyozásából", másrészt pedig az logaritmus vissza-transzformációjának szükségtelenségéből adódik. Hogy ne vegyük el a vízfolyásökológusok kedvét a jellegek bármiféle súlyozásától, bemutatjuk, hogy hogyan lehet a jellegeket a taxonok jelenlét/hiányával, abundanciájával, vagy akár az abundancia log-transzformáltjával súlyozni.

Induljunk ki azokból a taxon \times jelleg (**A** mátrix) és taxon \times hely (**b** oszlopvektor, mivel csak 1 hely van) adatmátrixokból, amelyből Monaghan és Soares (2014) kiindult. Az **A** mátrix jellegei (oszlopai) a következők: "finom szediment fogyasztása", "felaprózás", "borotválás", "szűrés" és "ragadozás", míg a **b** oszlopvektor sorai a következő tegzes génezok: *Psychomyia*, *Sericostoma*, *Polycentropus*, *Odontocerum*, *Drusus*, *Hydropsyche* és *Agapetus*. Ha csupán a "finom szediment fogyasztása" jellegre koncentrálnk, illetve jelenlét/hiány formátumú adatokból indulunk ki, akkor az adatok szerint a *Psychomyia* taxon standardizált jellegértéke 0,17, az *Agapetus*é 0,25, míg a további öt taxon jellegértéke 0. Az így kapott adatokat egy gyakorisági diagramon ábrázolhatjuk, amelyen a vízszintes tengely a standardizált jellegértéket, míg a függőleges tengely a gyakoriságokat mutatja (26. ábra, bal felső alábra). Az értékek átlagát ($[0,17+0,25 + 5 \times 0] / 7 = 0,06$) egy nyíllal jelöljük és a közösség jellegértékeként értelmezzük. Eredményeink azt mutatják, hogy a vizsgált közösségünknek alacsony az affinitási értéke finom szediment fogyasztására. Taxonómiai szempontból ez a súlyozás azt jelenti, hogy minden egyes taxonnak ugyanakkora súlya van. Megjegyzendő továbbá, hogy nagyon hasznos, ha a közösségi jellegérték 0 és 1 között változik, hiszen így meg lehet állapítani, hogy melyik a közösség legjellegzetesebb funkciója (a mi esetünkben borotválás).



26. ábra: A standardizált jellegértékek gyakorisági eloszlása az adatok (**A** mátrix és **b** oszlopvektor) jelenlét/hiány (felső sor), log-transzformált abundancia (középső sor) és nyers abundancia (alsó sor) szerinti súlyozása esetén. A szürke oszlopok a taxonok standardizált jellegértékét mutatják, míg a nyilak a közösség jellegértékét. A közösség 80 *Psychomyia*, 50 *Sericostoma*, 100 *Polycentropus*, 20 *Odontocerus*, 40 *Drusus*, 30 *Hydropsyche* és 20 *Agapetus* egyed tartalmaz.

Az abundanciával történő súlyozás a jelenlét/hiány súlyozáshoz hasonló logikát követi, azonban a taxonok jelenléte/hiánya helyett itt a taxonok abundanciájával (egyedszámmal) fogunk súlyozni. Ha a finom szediment fogyasztása jelleget vizsgáljuk, akkor összesen 240 egyedünk (50 *Sericostoma*, 100 *Polycentropus*, 20 *Odontocerus*, 50 *Drusus* és 30 *Hydropsyche*) standardizált jellegértéke 0, 80 egyed (80 *Psychomyia*) standardizált jellegértéke 0,17, míg 20 egyed (20 *Agapetus*) standardizált jellegértéke 0,25 (25. ábra bal alsó alábra). A közösség jellegértéke 0,055 $[(80 \times 0,17 + 20 \times 0,25 + 240 \times 0) / 340]$. Ha az összes jelleg esetén kiszámoljuk a közösség jellegértékét, akkor itt is azt tapasztaljuk, hogy azok összege 1. A közösségi jellegérték egy egyed átlagos értékeként értelmezhető.

Végezetül nézzük meg, hogy mi történik, amikor logaritmikusan transzformált abundanciával súlyozunk! A **b** oszlopvektor eredeti értékei helyett (80, 50, 100, 20, 40,

30, és 20) a log-transzformált oszlopvektor a következő értékeket tartalmazza: $\ln(80) = 4,38$, $\ln(50) = 3,91$, $\ln(100) = 4,61$, $\ln(20) = 2,99$, $\ln(40) = 3,69$, $\ln(30) = 3,40$ és $\ln(20) = 2,99$. Fontos megjegyezni, hogy mivel Monaghan és Soares (2014) természetes alapú logaritmust használt (\ln jelöli), az összehasonlíthatóság kedvéért a példában mi is azt használjuk annak ellenére, hogy a későbbiekben a 10-es alapú logaritmust használatát javasoljuk. A finom szediment fogyasztását jellemző 0 standardizált jellegértéket (= egyáltalán nem jellemző a finom szediment fogyasztása) 18,6-tal súlyozzuk ($\ln(50) + \ln(100) + \ln(20) + \ln(40) + \ln(30)$), a 0,17-et 4,38-cal [$\ln(80)$], míg a 0,25-öt 2,99-cel [$\ln(20)$]. A közösség jellegértéke 0,057 ($18,6 \times 0 + 4,38 \times 0,17 + 2,99 \times 0,25$) / ($18,6 + 4,38 + 2,99$). Ha az összes közösségi jellegértéket kiszámoljuk, akkor azok összege szintén 1 (Usseglio-Polatera et al. 2000, Dolédec et al. 2006).

Mindezek alapján egyértelműen látható, hogy a jellegértékek jelenlét/hiány, abundancia, illetve log-transzformált abundancia adatokkal is súlyozhatók és értelmezhetők. Érdekes azonban két apróságot megjegyezni: Egyrészt a 0 érték logaritmus matematikailag nem értelmezhető, másrészt pedig a 10-es logaritmus talán jóval könnyebben értelmezhető a természetes logaritmusnál. Mindezek figyelembevételével javasoljuk a $\log_{10}(x+1)$ transzformációt abban az esetben, ha a taxonok és egyedek súlyozásához képest egy "köztes" súlyozást szeretnénk megvalósítani.

4.2.2. Vízi gerinctelenek jelleg alapú vizsgálatával kapcsolatos következtetések és terminológiai javaslatok

Áttekintő cikkeink szerint a jellegek állapotát matematikailag elfogadhatatlan módon is kezelik, illetve a vízi gerinctelen jellegekkel kapcsolatos terminológia következetlen (Heino et al. 2013, Schmera et al. 2014). Ebben a fejezetben azonosítjuk ezeket a hiányosságokat, illetve javaslatot teszünk a jellegek operatív valamint algebrailag megfelelő kezelésére.

A biológiában minden olyan jellemzőt (pl. szín), amiben a vizsgálati egységek (pl. faj vagy egyed) különbözhetnek, változónak (Zar 1999), deskriptornak (Legendre és Legendre 1998), esetleg bélyegnek vagy tulajdonságnak nevezünk. A változók alapvető tulajdonsága, hogy a biológiai objektum tulajdonságát egy halmazból kiválasztott,

egyetlen állapottal írják le. A biológiai objektum tulajdonságát leíró változó minősége meghatározza a mérési skálát (5. táblázat).

5. táblázat: A mérési skálák és a hozzájuk kapcsolódó változók áttekintése (Anderberg 1973 után)

Mérési skála (<i>angolul</i>)	A változó neve	Kimenet neve (<i>angolul</i>)	Példa	Érvényes aritmetikai művelet
Nominális (<i>nominal</i>)	jellemző, kategorikus változó, nominális változó	állapot (<i>state</i>)	igen/nem sárga/barna/fekete	=, ≠
Ordinális (<i>ordinal</i>)	"sorba tett változó"	rang (<i>rank</i>)	alacsony, magas	=, ≠, <, >
Intervallum (<i>interval</i>)	változó	érték (<i>value</i>)	10°C	=, ≠, <, >, +, -
Arány (<i>ratio</i>)	változó	érték (<i>value</i>)	12,5 cm	=, ≠, <, >, +, -, /, ×

A vízfolyás-ökológiában a leggyakrabban alkalmazott mérési skála a nominális, az ordinális és az arányskála. Ordinális skála esetén csak a sorrend meghatározott (pl. a vízi gerinctelen úszási képessége "nincs", "gyenge" vagy "erős" Poff et al. 2006). Az állapotok különbsége azonban nem értelmezhető: a "nincs" és a "gyenge" közti különbség nem összehasonlítható a "gyenge" és az "erős" közti különbséggel. Az ordinális skála statisztikai értelmezése talán a leginkább problematikus (Pavoine et al. 2009).

Brooks et al. (2011) például Poff et al. (2006) ordinális skálán mért mutatóival jellemezték a vízi gerinctelenek úszási képességét. A "nincs" úszási képességet 1-gyel, a "gyenge" úszási képességet 2-vel, míg az "erős" úszási képességet 3-mal kódolták, majd pedig "standardizálták" a kódolt értékeket a legmagasabb értékkel (3). Végezetül a kapott értékeket felhasználva kiszámolták a taxonok euklideszi távolságát. Sajnálatos módon azonban az osztások és kivonások nem kompatibilisek az ordinális adatokkal (Podani 2005, Engloner 2012). Ezért az euklideszi távolság kiszámítása ordinális adatok felhasználásával nem lehetséges (Podani 2000, Podani és Schmera 2006).

Lehetséges megoldás lehetett volna (1) az ordinális mérési skálának megfelelő analitikai módszer alkalmazása (Podani 2000, 2005), (2) az ordinális adatok Poff et al. (2006) szerint nominális skálára egyszerűsítése, vagy (3) az ordinális skála intervallum vagy arányskálára történő kiterjesztése. Talán a legegyszerűbb eljárás az ordinális adatok nominálisra történő redukálása, azonban ez információvesztéssel jár.

Ha áttekintjük, hogy a vízfolyás-ökológiában hogyan használják a jelleg fogalmát, akkor azt tapasztaljuk, a jelleg bizonyos esetekben egy csoportosító jellemző, míg más esetben a változó (6. táblázat). Azonban ha megvizsgáljuk a jelleg McGill et al. (2006) szerinti definícióját, ami szerint az egy jól meghatározott és mérhető tulajdonság, akkor egyértelművé válik, hogy a jellegnek változónak kell lennie, míg más értelmezés (pl. csoportosító jellemző) elvetendő. További probléma, hogy a "Kategória" kifejezést egyszerre használják csoportosító jellemzőként és változóként is. Következésképpen a jelleggel kapcsolatos terminológia zavaros.

6. táblázat: Példák a vízfolyás-ökológiában használt jellegekkel kapcsolatos következtelen terminológiára. A terminusok a statisztikai értelemben használt változó és állapotnak megfelelően kategorizáltak (Zar 1999, Legendre and Legendre 2012), míg a csoportosító jellemző (lásd szöveg) új fogalom.

Példa	Csoportosító jellemző	Változó	Állapot	Hivatkozás
1	Jelleg	Modalitás/kategória	Pontszám	Statzner et al. (1994, 1997), Usseglio-Polatera et al. (2000), Bêche és Resh (2007)
2	Jelleg	Kategória	Pontszám	Bady et al. (2005), Charvet et al. (2000), Dolédec et al. (1999, 2000), Gayraud et al. (2003)
3	–	Jelleg	Kategória/Jelleg%	Lamoureux et al. (2002)
4	Kategória	Jelleg	Érték	Haybach et al. (2004)
5	–	Jelleg	Állapot	Vieira et al. (2006), Poff et al. (2006)
6	–	Jelleg	Érték	Blanck és Lamoureux (2007), Schmera et al. (2009b)

A probléma megoldására javaslatot teszünk egy egységesített terminológiára. Javasoljuk, hogy fogadjuk el Violle et al. (2007) definícióját, ami szerint a jelleg egy változó és nem egy csoportosító jellemző. Javasoljuk továbbá, hogy ha szükséges, akkor a jellegeket egy *jellegcsoport* elnevezésű csoportosítási jellemzővel csoportosítsuk. Következésképpen javasoljuk, hogy például a felaprózó, szűrő stb. jellegeket nominális (jellemző vagy nem jellemző) vagy arány mérési skálájú standardizált értékekkel (20%-ban jellemző) fejezzük ki. Amennyiben a jellegeket (pl. felaprózó, szűrő) logikai alapon csoportosítani lehet (pl. táplálkozási mód), akkor az így meghatározott jellegcsoportot (táplálkozási mód) tekintjük csoportosító jellemzőnek.

Összefoglalva: azonosítottunk néhány, vízi gerinctelenek jellegalapú vizsgálatával kapcsolatos következtetlenséget. Javaslatot tettünk egy egységes terminológiára, ami lehetővé teszi a jelleg alapú vizsgálatok összehasonlítását. Úgy gondoljuk, hogy észrevételeinkkel és javaslatainkkal hozzájárultunk a vízfolyás-ökológia fejlődéséhez.

4.3. Új módszerek a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-méréséhez

4.3.1. Bevezetés

Napjainkra a közösségeket hagyományos módon jellemző eszköztár kiegészül, vagy talán lecserélődik olyan eljárásokra, melyek a közösségek funkcionális jellemzőiről adnak információkat (Petchey et al. 2004a). Hasonló paradigmaváltás tapasztalható a biodiverzitás-felmérés területén is. Míg a hagyományos biodiverzitási mérőszámok a fajgazdagságra (Jiguet et al. 2005) a fajok ritkaságára (Schmera 2003), vagy a fajok abundancia-eloszlására fókuszáltak (Magurran 1988), az új funkcionális diverzitási függvények a biodiverzitás azon komponenseit mérik, melyek megmutatják, hogy egy közösség hogyan működik (Tilman et al. 1997). Számos funkcionális diverzitási függvényre tettek már javaslatot. Némelyik a fajok jelenlétét-hiányát, míg más függvények a fajok abundanciáját használják fel a funkcionális diverzitás kifejezéséhez (Rao 1982, Botta-Dukát 2005, Bady et al. 2005, Mason et al. 2005). Azonban a funkcionális diverzitás mérése során az abundancia adatok használata számos kérdést vet fel, mint például a fajgazdagság és az egyenletesség (Hurlbert 1971) viszonya, vagy milyen legyen a funkcionális mutatókból számolt jellemző (Walker et al. 1999) és az

ökológiai diverzitás (Magurran 1988) viszonya. Úgy tűnik, hogy e kérdések megválaszolása az eddigi elképzelésekhez képest jóval bonyolultabb feladat (Mouillot et al. 2005, Ricotta 2005, Petchey és Gaston 2006), ezért jelen munkában csak a jelenlét-hiány formátumú adatokat kezelő funkcionális diverzitási eljárásokkal foglalkozunk.

Irodalmi áttekintés alapján Petchey et al. (2004b) összehasonlított 4 jelenlét-hiány formátumú adatokat használó funkcionális diverzitási mérőszámot, a (1) fajgazdagságot (SR), a (2) funkcionális csoportgazdagságot (FGR), a (3) dendrogramon alapuló mérőszámokat (DBM) és a (4) funkcionális jellemzők diverzitását (FAD). Az áttekintés szerint ugyan a fajgazdagság használata a legegyszerűbb, ez azonban feltételezi, hogy minden fajnak ugyanolyan szerepe van a közösség funkcionális diverzitásának kialakításában (Petchey et al. 2004b). A funkcionális csoportgazdagság nem más, mint a közösségben megtalálható funkcionális csoportok száma. A funkcionális csoportgazdagság feltételezi, hogy ugyanazon funkcionális csoporton belül az egyes fajok funkciója azonos (Lawton és Brown 1993), és a fajok csoportba sorolása egyértelmű. Ez azonban megkérdőjelezhető, ugyanis számos élőlény több táplálkozási stratégiát használ, azaz omnivór (Lancaster et al. 2005). Mindezek alapján tehát a funkcionális csoportgazdagság nem mindig értelmezhető a funkcionális diverzitás mérésekor, ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy használata gyümölcsöző lehet, amennyiben a vizsgált terület élővilága taxonómiai kevéssé ismert (Cummins et al. 2005). Egy további probléma, hogy a funkcionális csoportok meghatározása nem mindig egyértelmű.

Petchey és Gaston (2002) a közösségben talált fajok funkcionális jellemzőit felhasználva klaszter analízist alkalmazott, és a kapott dendrogram ágainak összhosszát tekintették a funkcionális diverzitás többváltozós mérőszámának (DBM). Ezt az eljárást nem befolyásolja a fajok kategorizálási problémája, hiszen csupán a fajok funkcionális jellemzőit használja (Walker et al. 1999, Petchey és Gaston 2002, Petchey et al. 2004b, Botta-Dukát 2005, Ricotta 2005, Podani és Schmera 2006). Azonban a dendrogram alapú mérőszámoknak vannak negatív tulajdonságai is. Például Petchey és Gaston (2002) javaslata szerint, ha a fajok egy csoportját eltávolítjuk a közösségből, akkor az új közösség funkcionális diverzitását úgy kell kiszámolni, hogy az eredeti dendrogramból

kitöröljük az eltávolított fajokhoz tartozó ágakat. Ha viszont új faj kerül elő, akkor egy új dendrogramot kell számolni a teljes fajkészlet (eredeti és új fajok) felhasználásával. Mindezek alapján azonban ugyanannak a közösségnek akár különböző funkcionális diverzitás-értéke is lehet annak függvényében, hogy milyen kiindulási közösségből kezdtük a fajokat kitörölni. Továbbá, ha új faj jelenik meg a közösségben, akkor a dendrogramot újból kell számolni, következésképpen a dendrogram alapú mérőmódszer alkalmazása kontextus-függő, így az alkalmazott természetvédelemben történő felhasználása meglehetősen korlátozott.

A funkcionális jellemzők diverzitása (FAD, Walker et al. 1999, Petchey et al. 2004b) a fajok funkcionális különbségeinek összege. Tehát a funkcionális jellemzők diverzitás-számítása a következő (Walker et al. 1999):

$$FAD = \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk} \quad (33)$$

ahol S a fajsám, d_{hk} a h és k faj közötti különbség. Következésképpen a funkcionális jellemzők diverzitása a fajok kiterjedését méri a funkcionális térben (Ricotta 2005), és hasonlóan a dendrogram alapú mérőszámhoz, a funkcionális diverzitás egy folytonos mérőszámának tekinthető (Petchey és Gaston 2006).

A funkcionális diverzitás számítása jelentősen eltér a hagyományosan alkalmazott diverzitási indexektől, ezért érdemes néhány alapvető kritériumot megvizsgálni a mérőszámokkal kapcsolatban (Ricotta 2005). Az egyik tulajdonság szerint, ha funkcionálisan új fajt adunk a közösséghez, akkor az új közösség funkcionális diverzitásának növekedni kell (vagy legalább nem csökkenhet, Solow et al. 1993). Ezt monotonitási kritériumnak nevezik. Egy másik kritérium szerint a közösség funkcionális diverzitása nem változhat, ha a közösséghez olyan fajt adunk, mellyel funkcionálisan megegyező faj már található a közösségben (Ricotta 2005). Weitzman (1992) ez utóbbi kritériumot ikerkritériumnak nevezi. Jelen dolgozatban ugyan mind a monotonitási, mind az ikerkritériumot matematikai kritériumként kezeljük, ugyanakkor mindkettő a természetvédelmi értékmérés általánosan elfogadott és valós jelentéssel bíró kritériumának tekinthető (Ricotta 2005).

Ricotta (2005) szerint a funkcionális jellemzők diverzitása –ahogy eredetileg javasolták – sérti az ikerkritériumot. A probléma elkerülése végett Ricotta (2005) bevezette a funkcionális faj fogalmát: két vagy több azonos funkcionális jellemzővel rendelkező faj funkcionális fajként kezelhető. Mindezen változtatások ellenére ez a funkcionális diverzitási mérőszám továbbra is nagy érzékenységet mutat a gyűjtött fajok számára. Az átlagos fajpáronkénti távolság (APWD, Heemsbergen et al. 2004) ugyan megoldja a fajszámtól való erős függést, azonban nem teljesíti a monotonitási kritériumot (Petchey és Gaston 2006).

Jelen fejezetben javaslatot teszünk a funkcionális jellemzők diverzitásának módosítására, majd mesterséges és valós adatokon keresztül bemutatjuk, hogy az új funkcionális diverzitási index (MFAD) teljesíti mind az iker-, mind a monotonitási kritériumot, továbbá nem érzékeny a gyűjtött fajok számára. Az új funkcionális diverzitási függvény további előnye az, hogy matematikailag rendkívül egyszerű (Petchey és Gaston 2006).

Meg kell jegyezni, hogy a funkcionális diverzitás mérését számos gyakorlati probléma nehezíti. Például nem világos, hogy a funkcionális diverzitás hogyan változik vizsgálati egység méret-növelésének hatására (Bady et al. 2005). Ugyan tudjuk, hogy a fajgazdagság egy idő múlva telítődik a vizsgálati egység növelése függvényében (Pielou 1975), néhány funkcionális diverzitási mérőszám értéke azonban csökken a fajszám növelése ellenére (Petchey és Gaston 2006). Ezért egy vizsgálatban kitérünk arra is, hogy változik az MFAD és a fajgazdagság a vizsgálati egység méretének növelésére.

4.3.2. Az új funkcionális diverzitási mérőszám (MFAD) fejlesztése

Minden közösség jellemzése egy, a fajok és funkcionális jellemzőik által meghatározott adatmátrixból (**A**) indul ki, mely S sorból és p oszlopból áll. Az a_{ij} érték az i faj j funkcionális jellemzőre vonatkozó affinitását fejezi ki oly módon, hogy 0 és egy maximum érték között változik. Ezt az adatkódolást lágy (*fuzzy*) kódolásnak nevezzük (Chevenet et al. 1994).

A fejlesztés első lépéseként a fajokat funkcionális egységekké (FU, vagy funkcionális fajokká, Ricotta 2005) alakítjuk oly módon, hogy azon fajokat tekintjük funkcionális egységnek, melyek minden funkcionális jellemző figyelembevételével azonosak. Következésképpen az A mátrix sorainak száma S-ről N-re csökken ($N \leq S$), ahol N a funkcionális egységek száma, S pedig a fajszám.

A fejlesztés második lépéseként az $N \times p$ mátrixból egy $N \times N$ különbözőségi mátrixot számoltunk, mely mátrix cellái fajpáronkénti különbözőségeket tartalmaztak. Jelen vizsgálatban a Marczewski-Steinhaus indexet használtuk (Podani 2000). Fontos megjegyezni azonban, hogy a számításokhoz más különbözőségi index is használható (pl. a normalizált Canberra metrika), csak a használt különbözőségi indexnek teljesítenie kell a metrikus axiómát (Schmera et al. 2009a) és 0 és 1 közé kell esnie, mert így az MFAD teljesíti a monotonitási kritériumot (a bizonyítást lásd Schmera et al. 2009a-ban).

Végezetül az MFAD a következő képlet alapján számolható:

$$MFAD = \frac{\sum_{h=1}^N \sum_{k=1}^N d_{hk}}{N} \quad (34)$$

ahol d_{hk} a h és a k funkcionális egység közti különbözőség.

4.3.3. Az MFAD tulajdonságainak bemutatása mesterséges adatok felhasználásával

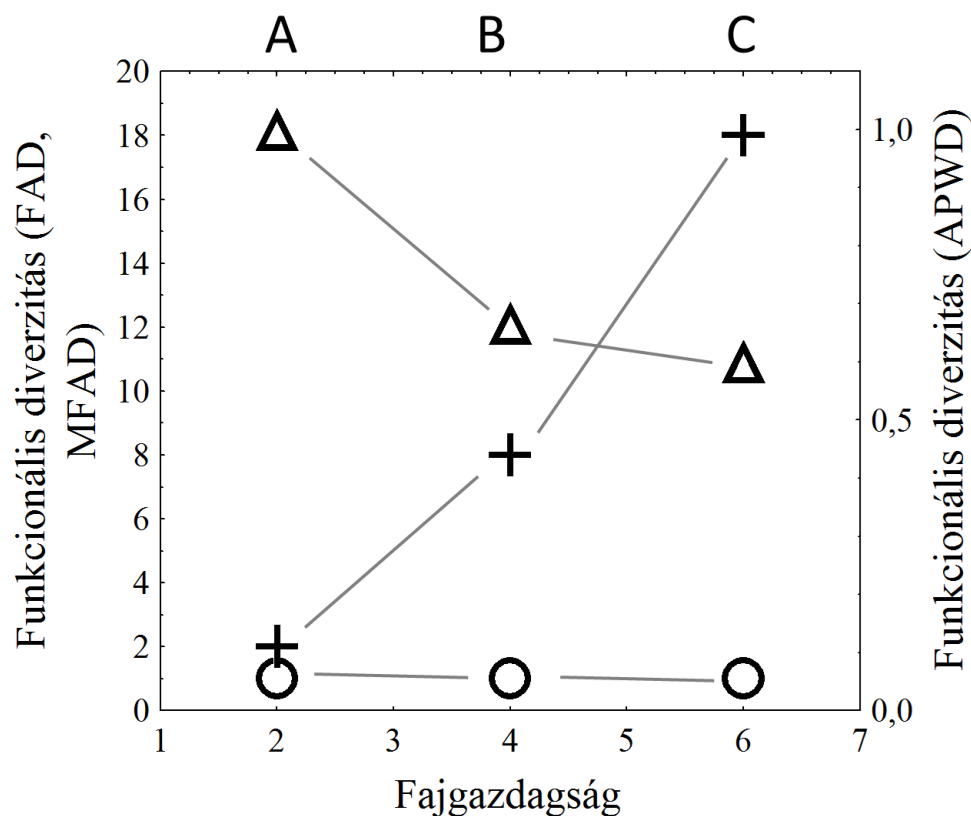
Habár az eredetileg javasolt funkcionális jellemzők diverzitása (FAD), az átlagos fajpáronkénti távolág (APWD, Heemsbergen et al. 2004) és az MFAD alkalmas lágy kódolású adatok kezelésére, az átláthatóság kedvéért a mesterséges adatok esetében a cellákba vagy 0-t vagy 1-t írtunk (7. táblázat). Az A közösség két, különböző funkcionális fajt tartalmaz. A B közösség 4 fajt oly módon, hogy az egyes és a kettes faj, illetve a hármas és a négyes faj funkció szempontjából egyenértékű. A C közösség 6 fajból áll oly módon, hogy az első, második és a harmadik, illetve a negyedik, ötödik és

hatodik faj funkcionálisan egyenértékű. A D közösségben 3 funkcionálisan különböző faj található, míg az E közösségben 4.

7. táblázat: A mesterséges közösségekben használt fajok és funkcionális jellemzőik

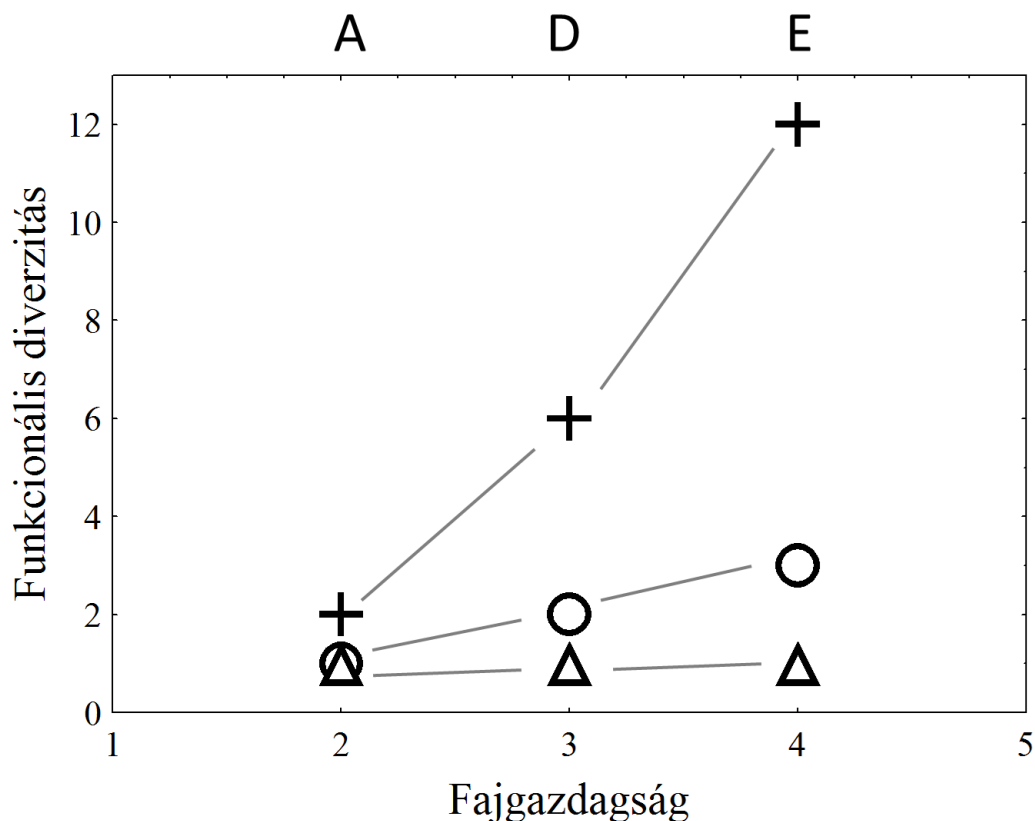
A közösség	1. jellemző	2. jellemző	3. jellemző	4. jellemző
sp1	1			
sp2		1		
B közösség				
sp1	1			
sp2	1			
sp3		1		
sp4		1		
C közösség				
sp1	1			
sp2	1			
sp3	1			
sp4		1		
sp5		1		
sp6		1		
D közösség				
sp1	1			
sp2		1		
sp3			1	
E közösség				
sp1	1			
sp2		1		
sp3			1	
sp4				1

Először mesterséges adatok felhasználásával hasonlítjuk össze a FAD, az APWD és az MFAD tulajdonságait. Amikor a fajgazdagság 2-ről 4-en keresztül 6-ra növekedett (A, B és C közösség a 7. táblázatban) a közösség funkcionális változása nélkül, a FAD növekedett, az APWD csökkent, míg egyedül az MFAD maradt konstans (27. ábra).



27. ábra: Funkcionális diverzitási mérőszámok (FAD: +, APWD: Δ, MFAD: O) és a fajgazdagság összefüggése oly módon, hogy a funkcionális egységek száma változatlan (A, B és C mesterséges közösségek, 7. táblázat). Az összetartozó függvényértékeket szürke vonallal kötöttük össze az összehasonlítás megkönnyítése érdekében.

A második mesterséges szituációban a fajgazdagsággal együtt a közösségek funkcionalitása is növekedett (A, D és E mesterséges közösség a 7. táblázatban). Ebben az esetben a FAD és az MFAD is növekedett, míg az APWR konstans értéket vett fel (28. ábra). Azonban a FAD sokkal erőteljesebben növekedett a fajszám növelésére, mint az MFAD. Így pl. az E közösség esetében a FAD értéke 4-szer magasabb volt, mint az MFAD értéke.



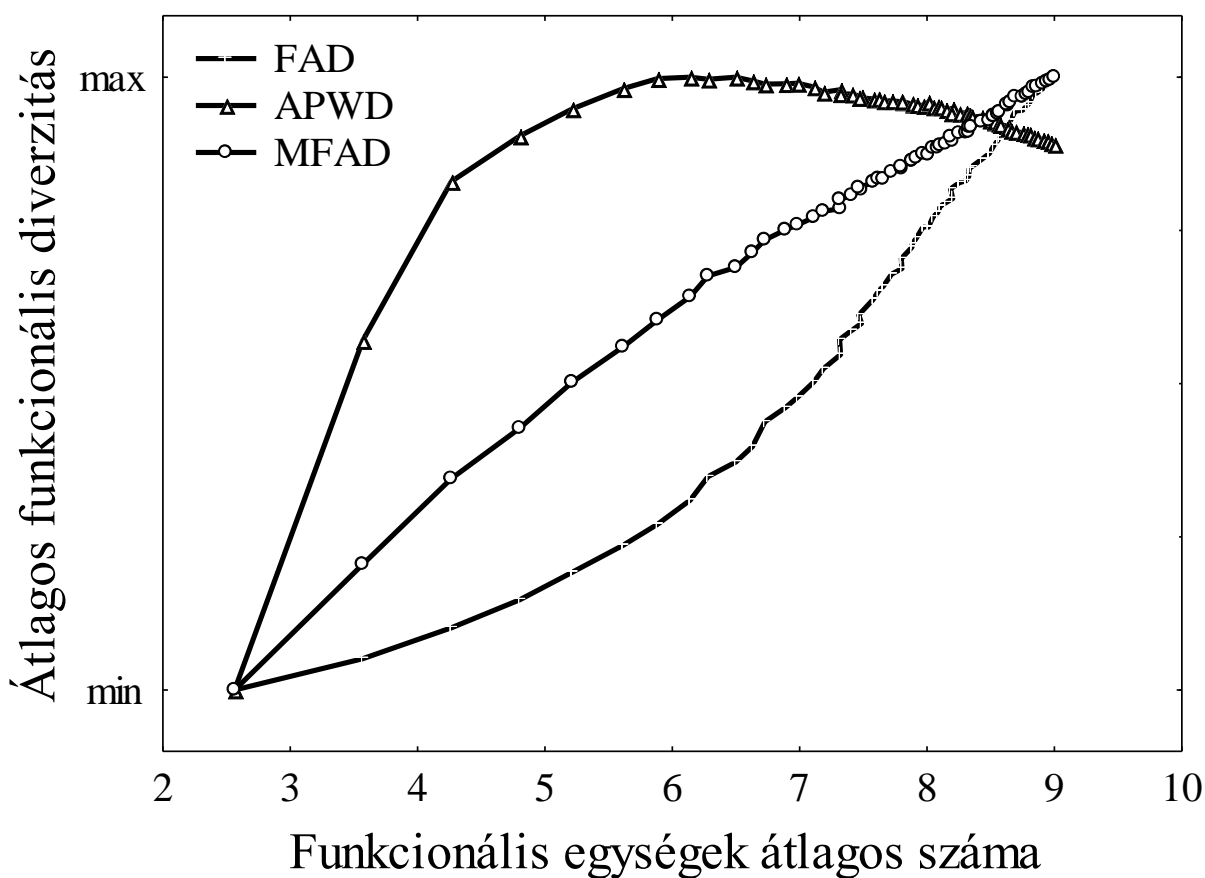
28. ábra: Funkcionális diverzitási mérőszámok (FAD: +, APWD: Δ, MFAD: O) és a fajgazdagság összefüggése oly módon, hogy a funkcionális egységek száma növekszik (A, D és E mesterséges közösségek, 7. táblázat). Az összetartozó függvényértékeket szürke vonallal kötöttük össze az összehasonlítás megkönnyítése érdekében.

4.3.4. Az MFAD tulajdonságainak bemutatása valós adatok felhasználásával

Előzetes vizsgálatok alapján (Schmera 2004, Schmera és Erős 2004) egy gázlót (északi szélesség: 47°58'03" keleti hosszúság: 18°55'02", tengerszint feletti magasság: 188 m, hossza: 13 m, átlagos szélessége 4,1 m) választottunk ki a Bernecei-patak egy természetes részén. A vízmélység a gázlóban 3 és 8 cm között változott. A gázló aljátát kővek és kavics borította többnyire 4 és 8 cm közötti szemcsemérettel.

A tegzeslárvákat Surber mintavételi egységgel gyűjtöttük (0,09 m², 0,5 mm lyukbősség), Összesen 62 Surber mintát dolgoztunk föl. A fajokat 10 funkcionális mutatóval jellemeztük (Moog 1995) oly módon hogy az affinitási pontok értéke 0 és 10 között változott. Arra voltunk kíváncsiak, hogy a Surber mintavételi egységek összevonását követően hogyan változik a funkcionális diverzitás. A legkisebb méretű vizsgálati

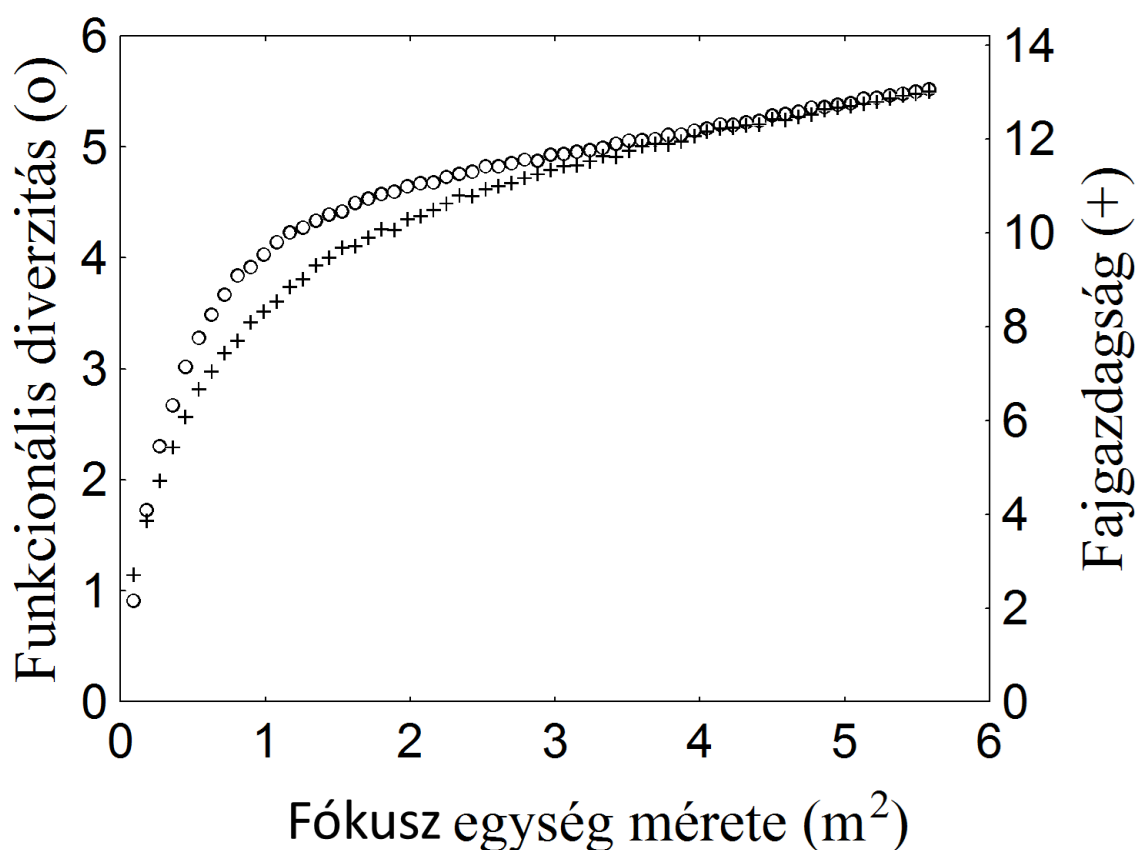
egységnél ($0,09 \text{ m}^2$) a funkcionális egységek átlagos száma 2,563 volt, míg a legnagyobb méretű fókusz egységnél ($5,58 \text{ m}^2$) 9 (29. ábra). A FAD átlagos értéke monoton módon növekedett a funkcionális egységek számának növelésével, de nagyobb méretű fókusz egységeknél sokkal gyorsabban, mint kisebb méretű fókusz egységeknél. Az APWD értéke először növekedett, majd csökkenni kezdett, ahogy a funkcionális egységek átlagos száma növekedett. Végül az MFAD értéke folyamatosan és közel lineárisan növekedett a funkcionális egységek átlagos száma növelésének hatására.



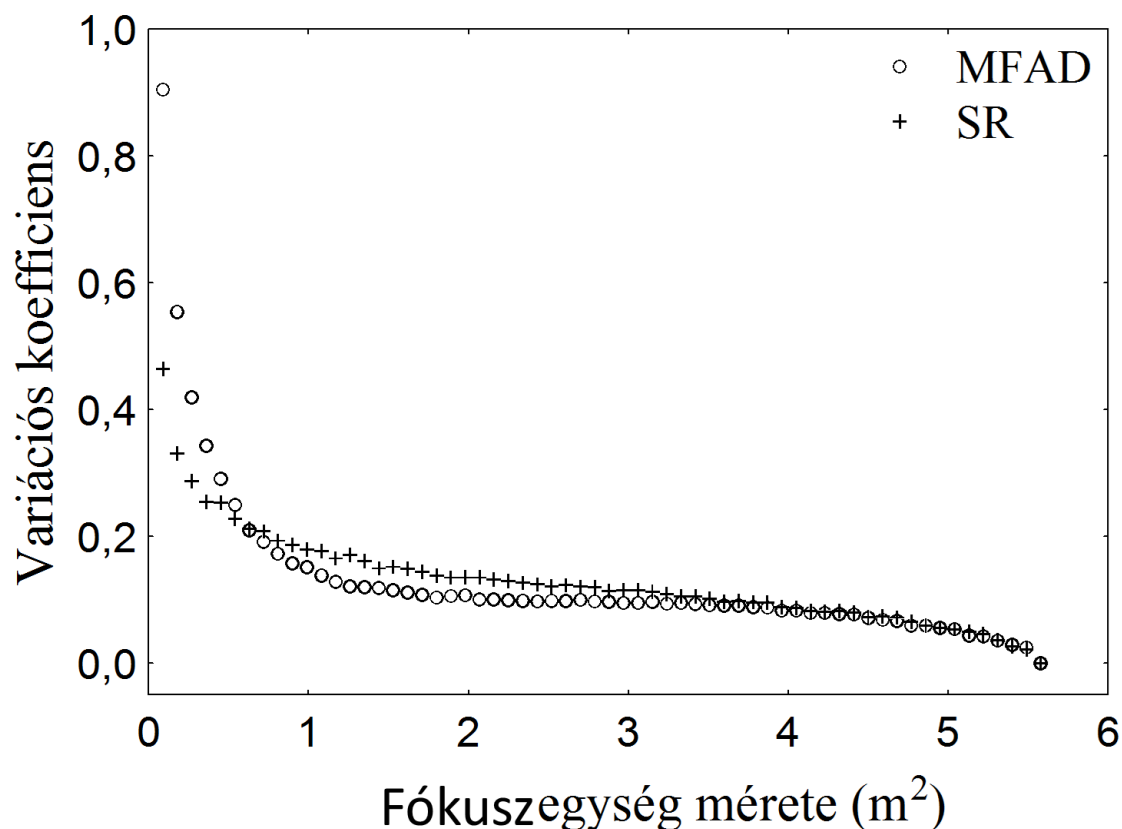
29. ábra: Funkcionális diverzitási mérőszámok (FAD: +, APWD: Δ , MFAD: O) és a funkcionális egységek átlagos számának összefüggése tegzesegyüttesek vizsgálata esetén

Vizsgáltuk a fajgazdagság és az MFAD változását a fókusz egység méretének függvényében. Az MFAD gyorsabban növekedett kb. 1 m^2 -ig, majd pedig a növekedés üteme csökkent (30. ábra). 1 m^2 -nél nagyobb fókusz egység esetén viszont a fajgazdagság növekedett erőteljesebb ütemben a fókuszegység méret-növelésének hatására.

A két diverzitási függvény értéke jelentősen csökkent a fókuszegység méret-növelésének hatására, ezáltal alátámasztva a nagyobb vizsgálati egység nagyobb precizitását (31. ábra). A legkisebb vizsgálati egység esetében az MFAD variációs koefficiense 90,4% volt, míg a fajgazdagságé 46,3%. Az MFAD variációs koefficiense kisméretű vizsgálati egységnél nagyobb volt, azonban a fajszámhoz képest jelentősebb csökkenésének köszönhetően 20% alá ért 0,72 m²-es méretű fókuszegységnél és 10% alá 2,25 m²-nél. Ugyanakkor a fajszám variációs koefficiense kevésbé gyorsan csökkent, így a 20%-ot 0,81 m²-nél, míg a 10%-ot 3,6 m²-nél érte el. Nagyobb fókusz méret esetében sem az MFAD variációs koefficiense, sem a fajgazdagság variációs koefficiense nem változott jelentősen.



30. ábra: Funkcionális diverzitás (MFAD) és a fajgazdagság változása a fókuszegység méretének függvényében



31. ábra: Funkcionális diverzitás (MFAD) és a fajgazdagság (SR) variációs koefficiensének változása a fókuszegység méretének függvényében

4.3.5. Az MFAD jelentősége

Ugyan a funkcionális diverzitást manapság egy olyan kulcsfontosságú mutatónak tekintik, mely összekapcsolja az ökoszisztéma funkcióit és biodiverzitását (Tilman et al. 1997, Petchey et al. 2004b), a jelenség mérése egyáltalán nem mutatkozik egyszerű feladatnak (Ricotta 2005). Jelen fejezetben egy funkcionális diverzitási függvény továbbfejlesztésére teszünk javaslatot, majd mesterséges és valós adatokon keresztül mutatjuk be az új függvény (MFAD) használhatóságát. Megmutatjuk továbbá, hogy az MFAD-nak számos előnyös tulajdonsága van az eddig használt funkcionális diverzitási mérőmódokhoz képest.

1: az MFAD képes a fajok funkcionális jellemzőinek használatára (míg a fajgazdagság vagy a funkcionális csoportgazdagság nem). A funkcionális jellemzők lehetővé teszik a

közösségek funkcionális szempontú elemzését, függetlenül az egyes régiók különböző fajkészletétől (Statzner et al. 2005), valamint a fajgazdagsághoz és a funkcionális csoportgazdagsághoz képest sokkal érzékenyebb elemzést (Petchey és Gaston 2006).

2: ahogy azt a mesterséges adatokon demonstráltuk, az MFAD teljesíti az ikerkritériumot (Weitzman 1992, Ricotta 2005). Ezt a tulajdonságot a funkcionális egységek használatával (vagy funkcionális fajok, lásd Ricotta 2005) sikerült elérni. A valós vizsgálatok esetében a 13 tegzesfaj 9 funkcionális egységet alkotott. Mindezek alapján feltételezhetjük, hogy a természetes közösségekre jellemző az, hogy egyes fajok ugyanolyan funkciót végeznek a közösségben, így az ikerkritériumot nem lehet figyelmen kívül hagyni a biodiverzitási felmérések során.

3: az átlagos fajpáronkénti távolsággal (APWD, Heemsbergen et al. 2004, Petchey és Gaston 2006) ellentétben az MFAD teljesíti a monotonitási kritériumot (matematikai bizonyítás megtalálható Schmera et al. 2009a).

4: az MFAD a fajok funkcionális térben való kiterjedését méri oly módon, hogy az így kapott értékek közvetlenül összehasonlíthatók két közösség esetében, ha ugyanazokat a funkcionális mutatókat használtuk a fajok jellemzéséhez. Megjegyzendő, hogy számos ökológiai adatbázis elérhető a fajok jellemzőiről (Moog 1995, Statzner et al. 2005), így lehetőség nyílik a funkcionális diverzitás széleskörű alkalmazására. Ha azonban az adatmátrix nem homogén az adat skálátípusa szempontjából (tehát nominális, ordinális, intervallum és arányskálán mért változók keverednek, lásd Anderberg 1973), akkor a Gower formula Podani-féle módosításaival (Podani 1999) még mindig használható (példák találhatók Podani és Schmera 2006 munkájában).

5: összhangban az összes diverzitási mérőszámmal (kivéve a fajgazdagság, Magurran 1988), nulla diverzitást ad eredményül, ha egy faj van a közösségben (Podani és Schmera 2006).

6: nem kell ismernünk előre a vizsgálat teljes fajkészletét. Ugyanakkor a DBM (Petchey és Gaston 2002) használata feltételezi, hogy ismerjük a teljes fajkészletet, illetve egy új faj előfordulása megváltoztathatja a már kiszámított funkcionális diverzitási értékeket.

7: a tegzesekkel végrehajtott elemzések megmutatták, hogy a funkcionális jellemzők diverzitásával (FAD) és az átlagos fajpáronkénti távolsággal (APWD) ellentétben az MFAD nem érzékeny túlságosan a ritka fajok jelenlétére. A tegzesekkel végzett elemzés megmutatta, hogy az MFAD értéke arányosan növekszik a funkcionális egységszám növelése függvényében. Végezetül az MFAD lehetővé teszi az egyes fajok hozzájárulásának kiszámítását (Schmera et al. 2009b).

Ha a funkcionális diverzitást a természetvédelmi monitorozás fontos mérőszámának tekintjük, akkor fontos tisztában lenni azzal, hogy mely tényezők befolyásolják a reprezentativitást. Természetesen számos faktor befolyásolja a minta reprezentativitását (Kenkel et al. 1989, Statzner et al. 1998). Általánosságban elfogadott, hogy ha növeljük a fókuszegység méretét, akkor a fajszám egy telítődési görbét mutat (Pielou 1975). Bady et al. (2005) összehasonlította a fajgazdagság és egy funkcionális diverzitás változását a növekvő fókuszegység függvényében. Azt találták, hogy a funkcionális diverzitás gyorsabban telítődött, mint a fajgazdagság, így azt a következtetést vonták le, hogy a funkcionális diverzitás megbízhatóbb mérőszám, mint a fajszám (hiszen kevésbé függ a vizsgálati egység méretétől). Jelen vizsgálat megerősítette azt a tapasztalatot, hogy a funkcionális diverzitás gyorsabban telítődik a fókuszegység méret-növelésének függvényében, mint a fajszám. Ugyanakkor a kis mintavételi egységnél tapasztalt magas variációs koefficiensérték miatt, Bady et al. (2005) véleményével ellentétben, nem támogatható sem a fajszám, sem a funkcionális diverzitás alkalmazása kis vizsgálati egységeknél.

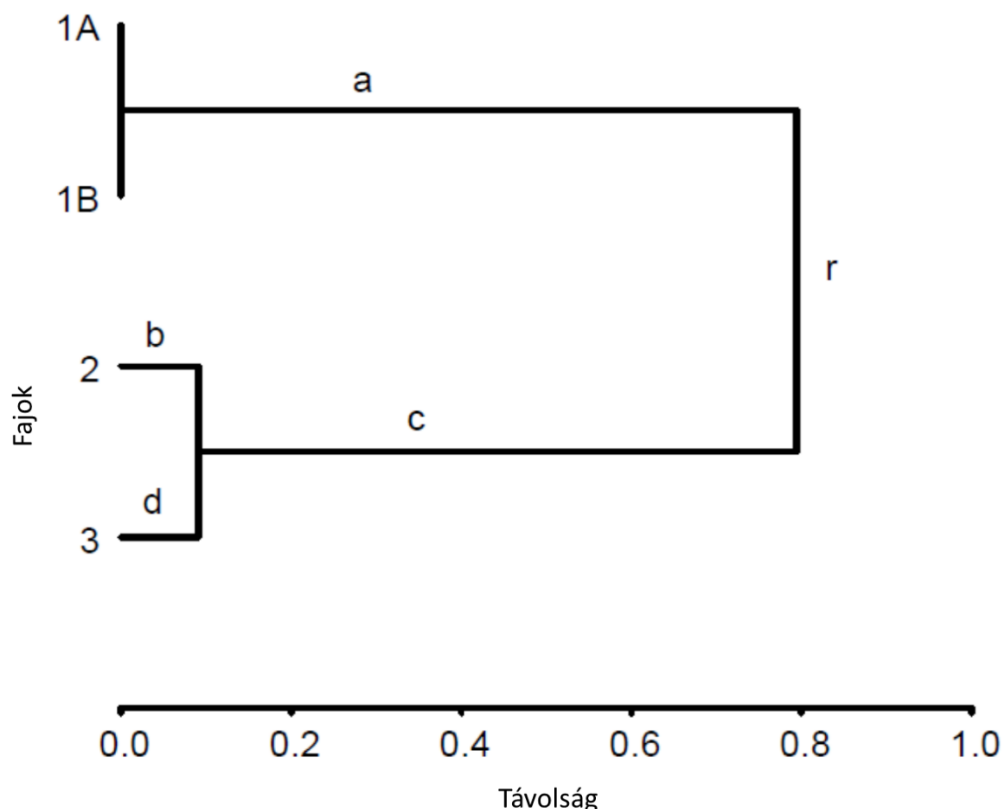
Összefoglalva elmondható, hogy módosítottuk Walker et al. (1999) funkcionális diverzitási mutatóját. Mesterséges és valós adatok felhasználásával demonstráltuk, hogy az új funkcionális diverzitási mutató (MFAD) robosztusabb, mint a fajszám, hiszen a vizsgálati egység méret-növekedésére kevésbé érzékeny. Vizsgálataink alátámasztják, hogy egy ökológiai állapotfelméréskor nem csupán a biodiverzitási mérőszámot, hanem a mintavétellel kapcsolatos egyéb paramétereket is alaposan át kell gondolni.

4.3.6. Közösség tagjainak hozzájárulása a funkcionális diverzitáshoz

A funkcionális diverzitás a biodiverzitás egyik kulcsfontosságú paraméterévé vált (Tilman et al. 1997, Petchey és Gaston 2006). Egyre több cikk foglalkozik vele mind a vízi (Bady et al. 2005, Beche és Resh 2007, Erős et al. 2008), mind pedig a szárazföldi ökológiában (Mason et al. 2003, Botta-Dukát 2005, Petchey et al. 2007). Számos mérési eljárásra tettek már javaslatot (Walker et al. 1999, Petchey és Gaston 2002, 2006, Mason et al. 2003, 2005, Mouillot et al. 2005, Schmera et al. 2009a, Villéger et al. 2008), és a jelenlegi fejlesztések inkább arról szólnak, hogy hogyan lehet alkalmazni és interpretálni ezeket a függvényeket (Ricotta 2005, Mason et al. 2003, Podani és

Schmera 2006, 2007, Petchey és Gaston 2002, 2007, 2009, Mouchet et al. 2008, Walker et al. 2008, Schmera et al. 2009a). Nyilvánvaló kihívás egy funkcionális diverzitási mérőszám fejlesztésénél az, hogy a mérőszám matematikai tulajdonságai alapvető kérdések megválaszolását befolyásolják (Mason et al. 2003, Mouillot et al. 2005, Ricotta 2005, Villéger 2008, Walker et al. 2008). Ilyen kérdés lehet például az ember által okozott biológiai változások funkcionális hatása (Tilman 1999, Chapin et al. 2000, Schwartz et al. 2000, Petchey és Gaston 2006, Sivastra és Vellend 2005), vagy a fajeltűnések ökoszisztéma funkciókra gyakorolt hatásának felmérése (Petchey és Gaston 2002, 2006, Solan et al. 2004, Petchey et al. 2007, Walker et al. 2008). Hasonlóan a funkcionális diverzitás méréséhez, egy egzakt módszerre van szükség a közösség egyes tagjai funkcionális hozzájárulásának megismeréséhez.

A közösség egyes tagjainak funkcionális hozzájárulását kvantifikálni kívánó dolgozatok között fontos lépést jelentenek Petchey és Gaston (2002, 2006) munkái, melyekben dendrogramon alapuló eljárást használnak (DBM). Azt találták, hogy a fajok hozzájárulása meglehetősen különböző lehet ugyanazon közösségen belül (Petchey és Gaston 2006). Ha egy faj hozzájárulása alatt azt a számértéket értjük, amivel a dendrogram rövidül a faj törlése esetén (Petchey és Gaston 2002), akkor a faj hozzájárulása tulajdonképpen a dendrogram azon ágának hossza, mellyel a faj a legközelebbi fajhoz csatlakozik. Ha egy faj önmagában egy funkcionális egységet alkot (Ricotta 2005, Schmera et al. 2009a), akkor a fajnak van hozzájárulása a közösség funkcionális diverzitásához, hiszen a legközelebbi fajtól való távolsága nagyobb, mint 0 (lásd 1. és 2. fajt a 32. ábrán).

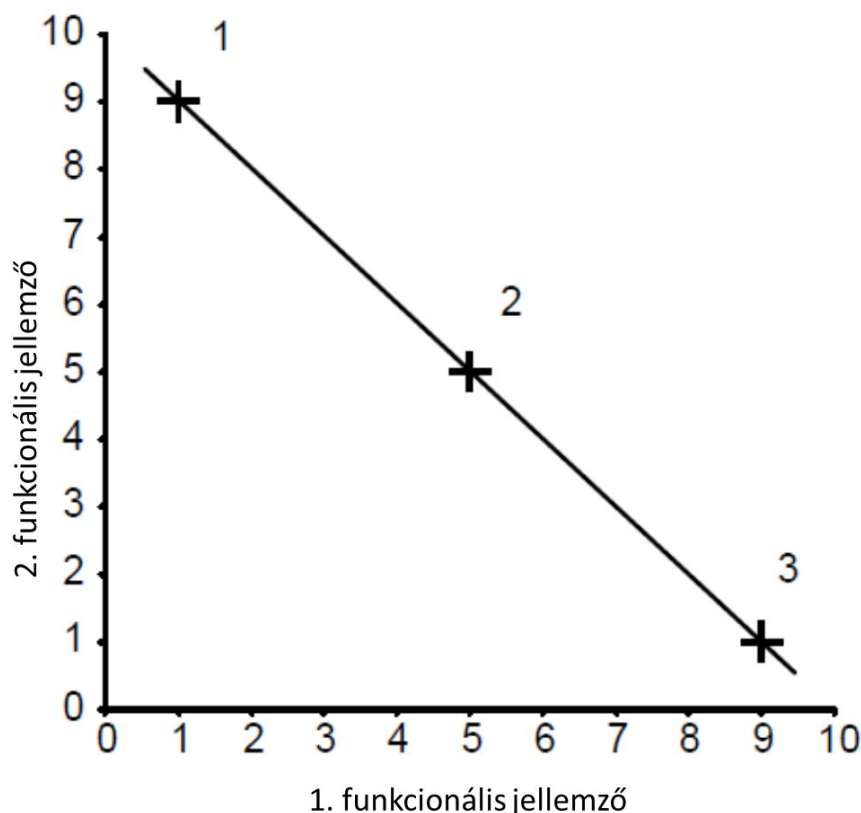


32. ábra: Egy illusztratív példa arra, hogy a dendrogram alapú eljárások hogyan számolják a fajok hozzájárulását a funkcionális diverzitáshoz (1A, 1B, 2 és 3 hipotetikus fajok, ahol 1A és 1B faj funkcionális szempontból azonos. A kisbetűk (a,b,c és d) a dendrogram ágait, illetve r a dendrogram gyökerét jelöli.

Ugyanakkor, ha egy faj egy másik fajjal együtt alkot funkcionális egységet (a jelenséget funkcionális redundanciának hívjuk, Petchey et al. 2007, Walker et al. 2008, 1A és 1B faj a 32. ábrán), akkor a fajoknak nem lesz egyedi hozzájárulása a közösség funkcionális diverzitásához (hiszen a legközelebbi faj távolsága 0). Intuitíve azonban nagyon nehezen fogadható el az, hogy míg a funkcionális egységnek vélhetően jelentős hozzájárulása van a közösség funkcionális diverzitásának formálásában (lásd az a ághosszt a 32. ábrán), addig a funkcionális egységet alkotó fajok funkcionális hozzájárulása 0 (lásd 1A és 1B fajt a 32. ábrán). Továbbá közös ágak (pl. c ág a 32. ábrán) nem kerülnek felhasználásra a hozzájárulás kiszámításához. Következésképpen az így mért hozzájárulás sokkal inkább a fajok egyediségét méri (Pavoine et al. 2005), mint a hozzájárulásukat.

Walker et al. (2008) madárközösségek funkcionális diverzitását vizsgálta 1969 és 1973 közötti adatokon. Azt tapasztalták, hogy a FAD (Walker et al. 1999) alapján mért

funkcionális diverzitás szignifikánsan csökkent az idő előrehaladtával, míg a DBM (Petchey és Gaston 2002) nem. Azt a következtetést vonták le, hogy a jelenséget a funkcionálisan redundáns fajok számának csökkenése okozza. Bizonyításként egy főkoordináta elemzést futtattak (PCoA), mely megmutatta, hogy tényleg az egymáshoz funkcionálisan közel eső fajok tűntek el. Azonban a PCoA első két tengelye az adatok varianciájának csupán 67%-át magyarázta, így messzemenő következtetések levonása meglehetősen nehézkes. Egy másik dolgozat (Bellwood et al. 2006) főkomponens elemzést (PCA) használva úgy mérte a fajok hozzájárulását, hogy a PCA origója és a faj koordinátájának távolsága adta a faj funkcionális hozzájárulását. Elgondolásuk az volt, hogy az ordináció központjában lévő fajoknak kicsi a funkcionális hozzájárulásuk, míg a központtól távol esőknek nagy. Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy az ordináción alapuló eljárások (origótól való távolság) nem fejezik ki megfelelően egy faj hozzájárulását a közösség funkcionális diverzitásához, hiszen az origóban lévő fajoknak nem szükségszerűen nulla, illetve közel nulla a hozzájárulása. A 33. ábra azt szemlélteti, hogy hogyan kerülhet egy faj (példában 2. faj) az ordináció (itt PCA) origójába (tehát az ordináció alapján számított hozzájárulása 0) annak ellenére, hogy a fajnak intuitíve van hozzájárulása a közösség funkcionális diverzitásához. Mindez demonstrálható a PCoA estében is (lásd Schmera et al. 2009b).



32. ábra: Egy illusztratív példa arra, hogy hogyan kerülhet egy faj az ordináció origójába. Az ábra egy két-dimenziós koordináta rendszert ábrázol, ahol a tengelyek a funkcionális jellemzők, míg a fajok számozva vannak (1,2 és 3). A fajokat összekötő vonal a PCA egyetlen tengelyét mutatja, mely a teljes adatstruktúra 100%-át magyarázza. A 2. faj az ordináció origójába kerül

Jelen fejezetben javaslatot teszünk arra, hogy hogyan lehet kvantifikálni a közösség egy tagjainak hozzájárulását a közösség teljes funkcionális diverzitásához. Mindehhez a MFAD indexből indulunk ki. Megmutatjuk, hogy az MFAD lebontható a funkcionális egységek funkcionális értékeire (FV) oly módon, hogy a funkcionális egység eltávolítása esetén az egység funkcionális értéke matematikai összefüggésben van az új közösség csökkenő MFAD értékével. Valós adatok felhasználásával demonstráljuk az új módszer működését.

4.3.7. Javaslat a hozzájárulás (funkcionális érték) mérésére

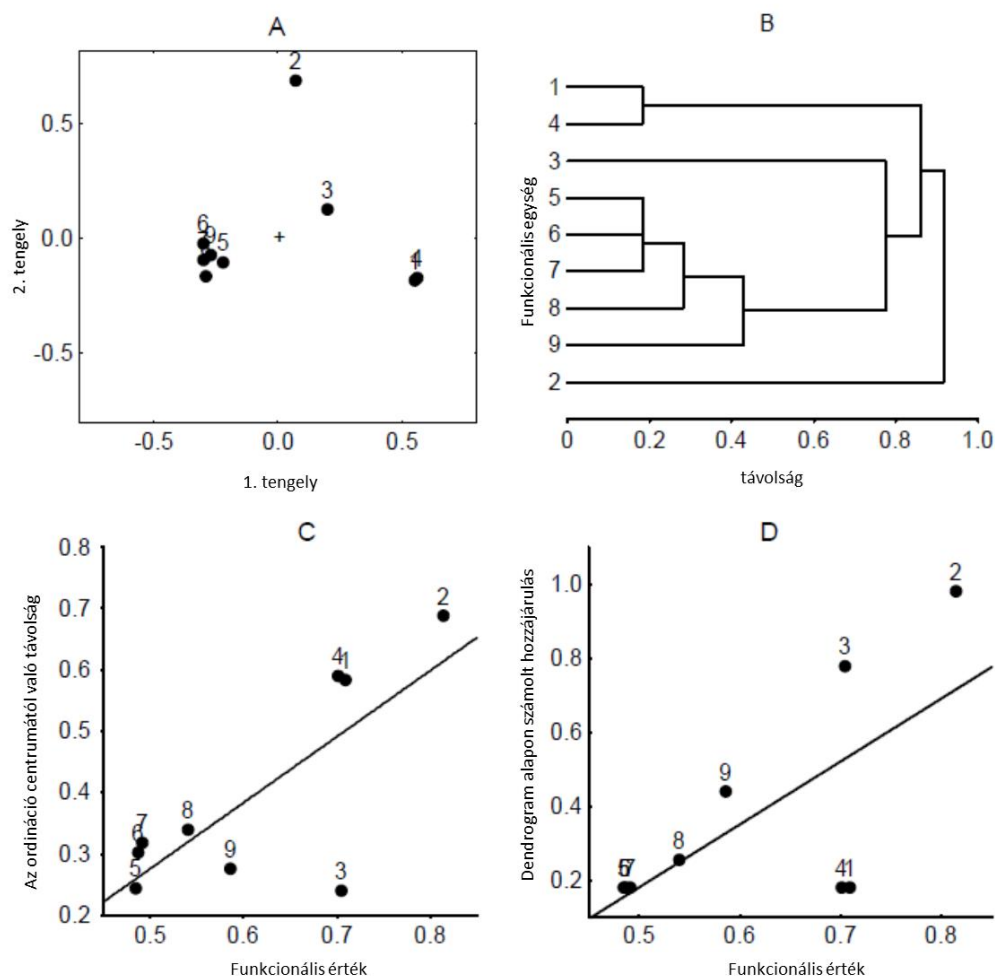
Tudjuk, hogy a $d_{..}$ az $N \times N$ -es különbözőségi mátrix cellaértékeinek összege. Egy funkcionális egység funkcionális értékét (FV_h) megkapjuk, ha a sorösszeget ($d_{h.}$) elosztjuk a funkcionális egységek számával (N). Az így kapott funkcionális érték matematikai összefüggésben van azon csökkenés mértékével, amivel a közösség

funkcionális diverzitása csökken, ha az adott funkcionális egységet eltávolítjuk a közösségből (matematikai bizonyítást lásd Schmera et al. 2009b).

4.3.8. A funkcionális érték összehasonlítása más módszerekkel

Az új funkcionális érték működését további két, eddigiekben alkalmazott módszerrel hasonlítjuk össze: egy ordináción alapuló módszerrel és egy dendrogramon alapuló módszerrel. Az ordináción alapuló módszer szerint (Walker et al. 2008, Bellwood et al. 2006) egy főkomponens-analízist hajtunk végre (PCA, Podani 2000), majd az adott funkcionális egység origótól való távolsága adja a funkcionális egység funkcionális hozzájárulását. A dendrogram esetében a funkcionális egység funkcionális hozzájárulása az a változás a dendrogramban, amit a funkcionális egység eltávolítása okoz (Petchey és Gaston 2006, 2007). A fajokat funkcionális egységekké alakítottuk a valós adatok esetében (tegzes adatok) a dendrogram alapú eljárás ismert hibái, illetve az összehasonlíthatóság miatt. A számítások során a Marczewski-Steinhaus indexet használtunk UPGMA osztályozó algoritmussal (Podani 2000).

A vizsgálat eredményei alapján (34. ábra) egyértelműen a 2. funkcionális egységnek van a legnagyobb hozzájárulása a közösség funkcionális diverzitásához, akár az ordináció (34A ábra), akár dendrogram (34B. ábra), akár a funkcionális értékelemzés (34C. és 34D. ábrák) alapján nézzük. A 3. funkcionális egységnek az ordinációs módszer alapján meglehetősen kicsi a hozzájárulása, míg a dendrogram alapján meglehetősen nagy. További különbség az 1-es és a 4-es funkcionális egység megítélése. A dendrogram alapú módszer a vártnak megfelelően alacsony hozzájárulási értéket rendel az 1-es és a 4-es funkcionális egységhez, míg az ordináció-alapú meglehetősen jó becslést ad. A dendrogram alapú eljárás számos funkcionális egységnek ugyanolyan értéket ad (1 és 4-es, valamint 4-es 5-ös és 6-os funkcionális egység), ami a dendrogram-készítési algoritmus következménye.



34. ábra: A funkcionális érték összehasonlítása a funkcionális hozzájárulás kifejezéséhez alkalmazott módszerekkel. A: A funkcionális egységek (számozva) főkomponens-elemzése (+ mutatja az ordináció origóját, a két tengely a teljes variancia 75,3%-át magyarázza), B: A funkcionális egységek dendrogramja, C: a centrumtól való távolság és a funkcionális érték összefüggése ($r = 0,758$, $p = 0,018$), D: a funkcionális érték és a dendrogram alapján számolt funkcionális hozzájárulás összefüggése ($r = 0,685$, $p = 0,042$).

4.3.9. A funkcionális érték jelentősége

Jelen fejezetben javaslatot tettünk egy olyan eljárásra, mely lehetővé teszi a közösség tagjai funkcionális diverzitáshoz való hozzájárulásának kifejezését. Bár a vizsgálatok során ugyanazt a különbségégi mátrixot és hasonlósági indexet használtuk, jelentős különbségeket tapasztaltunk az egyes funkcionális egységek hozzájárulásában. Mindezek alapján a funkcionális hozzájárulás kvantifikálásakor nem feledkezhetünk meg az alapos módszertani vizsgálatokról.

Az ordinációs eljárás egyik problémája az, hogy rendszerint nem képes az adatstruktúra teljes varianciáját 2 tengellyel ábrázolni. A vizsgált közösségi tag origótól való távolságát a természetvédelmi biológiában a tipikusság kifejezésére használják (Eyre és Rushton 1998), azonban a funkcionális diverzitáshoz való hozzájárulás vizsgálatánál nem tartjuk szerencsésnek. Az ordináció origójától való távolságok általában kisebb értéket vettek fel, mint az általunk javasolt funkcionális érték (lásd. 33C ábra). Mindez, valamint a bevezetőben bemutatott példa alapján az ordinációs eljárás alulbecsüli a közösség tagjainak funkcionális értékét, tehát az ordinációs eljárás nem javasolható a funkcionális érték kifejezésére.

A dendrogram alapú eljárás (Petchey és Gaston 2006, 2007) egyenlő hozzájárulást mért számos közösségi tagnak. Ez azonban egyértelműen a dendrogram-készítés következménye (lásd részletesen Schmera et al. 2009b). A dendrogram alapú hozzájárulás-mérés további hátránya az, hogy a tag hozzájárulását a dendrogramon legközelebbi tag távolságával méri. Mindezek alapján lehet olyan faj, melynek a funkcionális hozzájárulása nulla (lásd 32. ábra 1A vagy 1B faj). További problémát jelent az, hogy pl. a 34B. ábrán az 1-es és a 4-es funkcionális egység kis távolságnál (0,2) kapcsolódik össze, ugyanakkor a két funkcionális egység közös ága meglehetősen hosszú. Így a dendrogram alapú eljárást alkalmazva azt gondolhatjuk, hogy a nevezett két funkcionális egység hozzájárulása alacsony, ugyanakkor csupán az egyediségük alacsony (Pavoine et al. 2005). A dendrogram alapú eljárás nem veszi figyelembe a közös ághosszt a hozzájárulás kifejezéséhez.

Elméleti megfontolások alapján a funkcionális érték használatának számos előnye van. Egyrészt Ricotta (2005) véleményével egybehangzóan a funkcionális egységet tekinti kiindulópontnak. Mindezek alapján, ha egy funkcionális egységet több faj képvisel, akkor a fajok egyenkénti funkcionális értékét értelmetlen kifejezni, csupán a funkcionális egység egésze értelmezhető. Ha a funkcionális redundancia jelentős a közösségben, akkor az egyes fajok eltávolításának kis hatása van a közösség funkcionális diverzitására (Petchey et al. 2007). Azonban ez a változás nagyban függ a funkcionális egységek értékétől, illetve a funkcionális egységeket képező fajok számától. További előnye a funkcionális érték alkalmazásának az, hogy a funkcionális érték nem más, mint az MFAD egy additív felbontása.

A közösségi tagok funkcionális diverzitáshoz történő hozzájárulásának mértéke egyre több figyelmet kap a biodiverzitási kutatások során, különösen, ha ökoszisztéma funkciókat is vizsgálunk (Mouillot et al. 2005). Például egy prediktív modell szerint, a tengeri bentikus makroszkopikus gerinctelen fajok kihalása nagymértékben befolyásolja az aljzat biológiai felkeverésének mértékét, azonban ez a hatás attól függ, hogy a kihalás milyen funkcionális értékű fajokat érint (Solan et al. 2004). Egy terepi vizsgálat (Ernst et al. 2006) ugyanakkor azt mutatja, hogy emberi zavarás jelentősen befolyásolhatja a funkcionális diverzitást, míg a fajszámot alig. Mindezek alapján feltételezhetjük, hogy vannak olyan fajok, melyek hozzájárulása a közösség funkcionalitásához meghatározó, míg másoké elhanyagolható. Továbbá fontos megjegyezni, hogy az alkalmazott természetvédelemnek olyan információra is szüksége van, hogy vajon a védett területek csak magas fajkészletet tartanak fenn, vagy alapvető fontosságú ökoszisztéma-funkciókat is (Mouillot et al. 2005). Mindezen példák alátámasztják az igényt arra, hogy kifejezzük a közösség egyes tagjainak funkcionális diverzitáshoz való hozzájárulását.

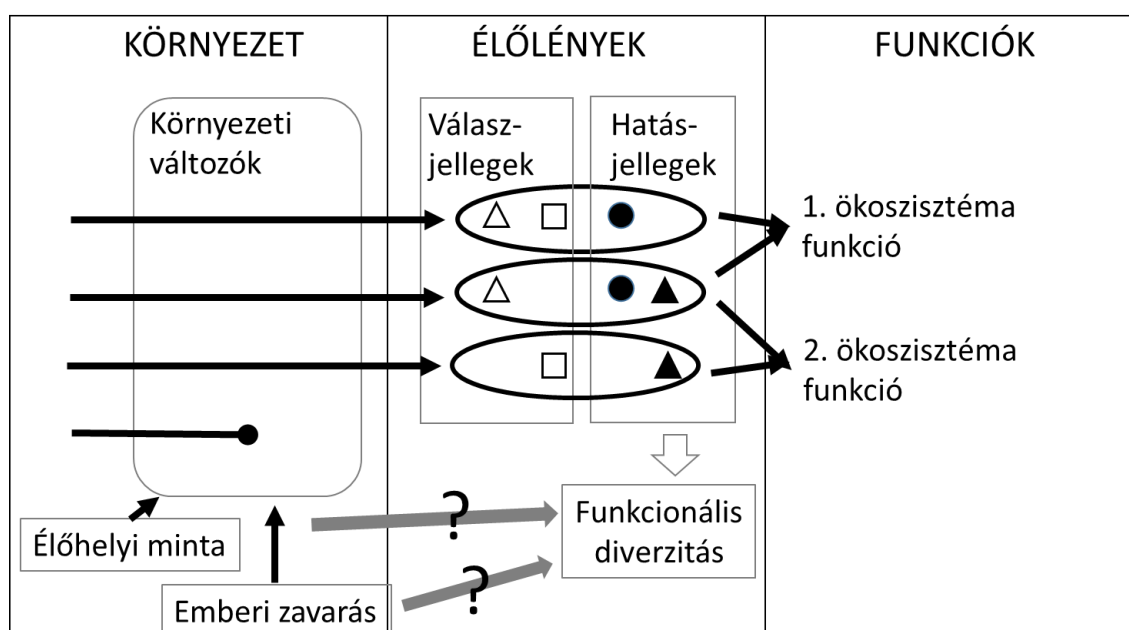
Összefoglalva elmondható, hogy jelen fejezetben egy új matematikai eljárást fejlesztettünk, mellyel a funkcionális egységek funkcionális értéke kifejezhetővé válik. Véleményünk szerint a funkcionális egységek tekinthetők a közösségek funkcionális építőköveinek, az újonnan kifejlesztett eljárás pedig ideális a közösségek funkcionális elemzéséhez.

4.4. Vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának áttekintése

4.4.1. Bevezetés

Jelenlegi értelmezésünk szerint a biodiverzitás ökoszisztéma funkciókra gyakorolt hatása jellegek segítségével manifesztálódik. Jelleg alatt pedig jól meghatározott, leginkább egyedi szinten mérhető tulajdonságokat értünk (McGill et al. 2006). A jellegek azonban nem képeznek homogén csoportot. Növényökológusok javaslata szerint egyes jellegek az élőlények ökoszisztéma funkciókra gyakorolt hatását írják le. Az ilyen jellegeket "hatásjellegeknek" nevezzük (Violle et al. 2007). A jellegek másik csoportja ugyanakkor azt írja le, hogy a vizsgált élőlények az adott környezetben képesek-e létezni. Ezeket a jellegeket "válaszjellegeknek" nevezzük (Violle et al. 2007).

A válaszjellegek tehát jól kapcsolatba hozhatók Southwood (1977) és Poff (1997) élőhelyi mintájával, hiszen megmutatják, hogy az adott környezetben melyik élőlény képes megmaradni. A hatásjellegek ugyanakkor jól kapcsolhatók a funkcionális diverzitáshoz, hiszen azon jellegeket tartalmazzák, amelyekkel az élőlény ökoszisztéma funkciókra gyakorolt hatását írják le. Ebben az elméleti kontextusban a környezeti változók, illetve az emberi zavarás funkcionális diverzitásra gyakorolt hatása meglehetősen komplex probléma (35. ábra).



35. ábra: Sematikus összeállítás a válaszjellegek, a hatásjellegek és a funkcionális diverzitás összefüggéséről (részletek a szövegben)

A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásáról szóló ismereteink meglehetősen felszínesek. Kis térbeli léptékű kísérletes vizsgálatok azt mutatják, hogy a fajgazdagságuk befolyásolja az ökoszisztéma funkciókat (Cardinale et al. 2002, Frainer et al. 2014), ugyanakkor más áttekintő cikkek jóval komplexebb képet sugallnak (Lecerf és Richardson 2010, Vaughn 2010, Dolédec és Bonada 2013). Úgy tűnik, hogy a biodiverzitás és az ökoszisztéma funkciók közötti kapcsolat a fajok milyenségétől, dominanciájától, a fajok közötti interakciók meglététől illetve jellegektől is függhet. Fontos megjegyezni, hogy a biodiverzitás-ökoszisztéma funkció összefüggését főként

lokális léptéken vizsgálták, ezért az eredmények nem szükségszerűen extrapolálhatók regionális léptékre (Dolédec és Bonada 2013).

Habár a funkcionális diverzitást és azzal kapcsolatos fogalmakat gyakran használják a vízi gerinctelen közösségek tanulmányozása során, terminológiai és matematikai problémák (Schmera et al. 2014, 2015), illetve az élőhelyi minta és az emberi zavarás funkcionális diverzitásra gyakorolt hatásának bonyolultsága (35. ábra, Dolédec és Statzner 2010, Bondada et al. 2006, Heino et al. 2013) hátráltatja a terület fejlődését. Jelen fejezetben áttekintjük, hogy (1) a funkcionális diverzitás hogyan értelmezhető, (2) milyen összefüggés van a taxonómiai és a funkcionális diverzitás között, (3) hogyan reagál a funkcionális diverzitás a környezetre és az emberi zavarásra, és vajon (4) a funkcionális diverzitás az ökoszisztéma funkciók motorjának tekinthető-e?

4.4.2. Irodalmi keresés

Az ISI Science Citation Index Expanded adatbázis felhasználásával 2015 április 28-án egy keresést indítottunk a következő kulcsszavakkal: ("functional diversity" VAGY "functional richness" VAGY "functional evenness" VAGY "functional divergence" VAGY "functional regularity" VAGY "functional complementarity" VAGY "functional specialization" VAGY "functional dispersion" VAGY "functional redundancy") ÉS ("invertebrat*" VAGY "macroinvertebrat*"). A keresés 297 találatot eredményezett. Az összefoglalók átolvasása után kiválasztottuk az édesvizek közösségeivel foglalkozó munkákat, míg a tengeri közösségekkel vagy az enzimek funkcionális diverzitásával kapcsolatos munkákat elvetettük. A következő lépésben elolvastuk a cikkeket és csak a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos munkákat tartottuk meg. A keresés 78 releváns publikációt eredményezett, amelyek közül 6 áttekintő cikk. A legkorábbi cikket 2000-ben publikálták.

4.4.3. A funkcionális diverzitás értelmezése

Az elmúlt években megjelent áttekintő cikkek a funkcionális diverzitás számos definícióját megvitatták kiemelve azok pozitív és negatív tulajdonságait (Petchey et al. 2004b, Botta-Dukát 2005, Mason et al. 2005, Mouillot et al. 2005, Ricotta 2005, Petchey és Gaston 2006, Ricotta és Moretti 2008, Villéger et al. 2008, Poos et al. 2009,

Laliberté és Legendre 2010, Mouchet et al. 2010, Schleuter et al. 2010). Jelen dolgozatban csupán a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos módszerekre fogunk koncentrálni. Első lépésben meg kívánjuk különböztetni a koncepció és a függvény fogalmát. Koncepció alatt tág értelemben általános fogalmakat értünk, míg függvény alatt egy olyan matematikai kifejezést, ami biológiai tulajdonságot fejez ki.

4.4.4. Vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos koncepciók

Mason et al. (2005) javaslata szerint a funkcionális diverzitás három elsődleges komponensből áll: funkcionális gazdagság, funkcionális egyenletesség és funkcionális divergencia. Ezek a definíciók egyszerre jelennek meg ugyan koncepcióként (a funkcionális diverzitás különböző aspektusa) és függvényként (az eredeti publikációban megadott függvény) is, mi most csak koncepcióként fogunk rájuk hivatkozni (8. táblázat). További alkalmazott koncepció a funkcionális redundancia (Rosenfeld 2002, Dolédec és Bonada 2013, Beche és Statzner 2009, Mouillot et al. 2014), a funkcionális komplementaritás (Petchey 2003) és a funkcionális hozzájárulás (8. táblázat).

8. táblázat: A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-kutatása során megjelent legfontosabb koncepciók

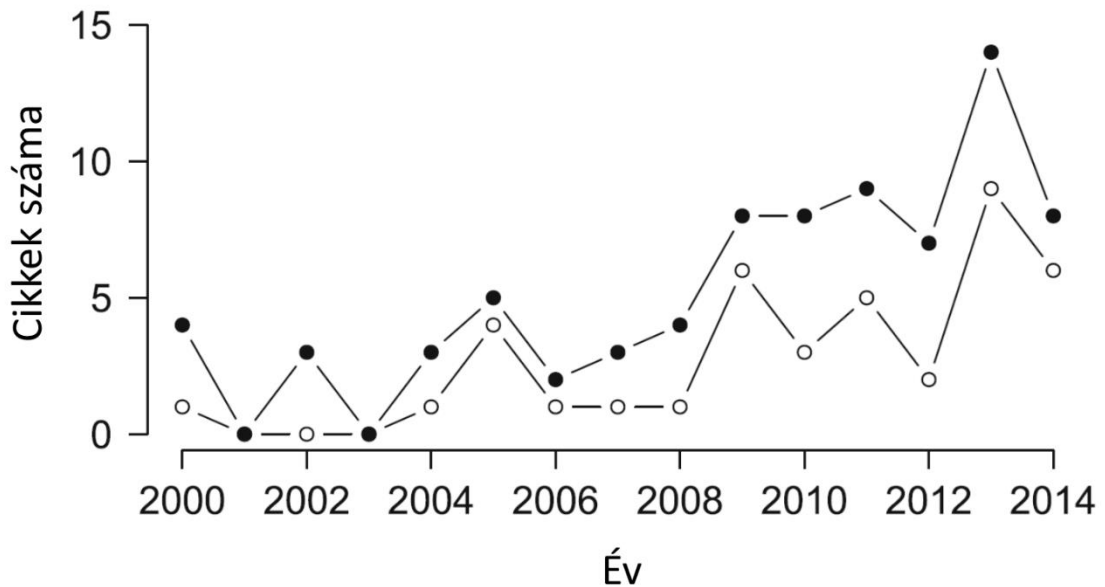
Koncepció	Definíció
funkcionális diverzitás	A biodiverzitás azon komponensei, amelyek meghatározzák, ahogy az ökoszisztéma funkcionál (Tilman et al. 1997)
funkcionális gazdagság	A fajok által kitöltött "jellegtér" (Mason et al. 2005)
funkcionális egyenletesség	A tömegesség funkcionális karakterek közötti eloszlása (Mason et al. 2005)
funkcionális redundancia	Az a helyzet, amikor kettő vagy több faj ugyanazt a funkciót tölti be a közösségben (Rosenfeld 2002)
funkcionális divergencia	Annak a mérőszáma, hogy az abundancia eloszlása mennyire maximalizálja a közösség funkcionális karaktereinek különbözőségét (Mason et al. 2005)
funkcionális komplementaritás	Két vagy több faj funkcionális különbözősége (Petchey 2003)
funkcionális hozzájárulás	Az adott faj szerepe a közösség funkcionális diverzitásában (Schmera et al. 2009b)

Eredményeink szerint a funkcionális diverzitás volt a leggyakrabban használt koncepció (78 cikkből 59 találat), azt követte a funkcionális redundancia (17 találat), a funkcionális gazdagság (11 találat) és a funkcionális divergencia (5 találat). A ritkán előforduló koncepciók a funkcionális egyenletesség (3 találat), funkcionális komplementaritás (3 találat) és a funkcionális hozzájárulás (1 találat). Eredményeink szerint a vízi gerinctelenek kutatásával foglalkozó kutatók számos koncepcióval foglalkoznak meglehetősen egyetlen módon. A funkcionális redundancia gyakorisága azt jelzi, hogy a kutatások között kiemelt szerepet kap a fajok funkcionális lecserélhetősége. Véleményünk szerint ez a téma az alkalmazott kutatások egy fontos területe.

4.4.5. Matematikailag definiált terminusokat használunk?

Átvizsgáltuk a 78 cikket olyan szempontból, hogy vajon a funkcionális diverzitással kapcsolatos fogalmaknak van-e matematikai definíciója. A cikkek több mint a fele (40) matematikai definíciókat használt, ugyanakkor a cikkek jelentős része eltekintett ettől (pl. Charvet et al. 2000, Statzner et al. 2005, Dolédec és Statzner 2008, Bouard et al. 2012). A matematikai definíció nélküli cikkek között volt áttekintő cikk (Heino et al. 2013) vagy olyan cikk is, ahol a funkcionális diverzitás csak kulcsszóként jelent meg (Mermillod-Blondin et al. 2002). Akárhogy is számoljuk, a funkcionális diverzitással kapcsolatos cikkek száma 2000 óta folyamatosan növekszik függetlenül attól, hogy használnak, vagy nem használnak matematikai definíciókat (36. ábra).

A cikkek száma, illetve a matematikailag definiált fogalmakat használó cikkek száma 2000 óta emelkedik (35. ábra). Az ábra azt mutatja, hogy a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával foglalkozó kutatók a funkcionális diverzitást (és kapcsolatban lévő terminusokat) egyszerre használják koncepcióként és függvényként is. Ugyan semmi kifogásunk sincs ezzel a jelenséggel kapcsolatban, azonban érdemesnek tartjuk kiemelni, hogy a terminusokat egyszerre használjuk koncepcióként és függvényként is.



36. ábra: A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitását vizsgáló cikkek számának alakulása 2000-től 2014-ig. Tele jelek az összes cikket, míg üres jelek a matematikailag definiált terminusokat használó cikkeket mutatják.

4.4.6. Milyen jellegeket használunk a funkcionális diverzitás mérésére?

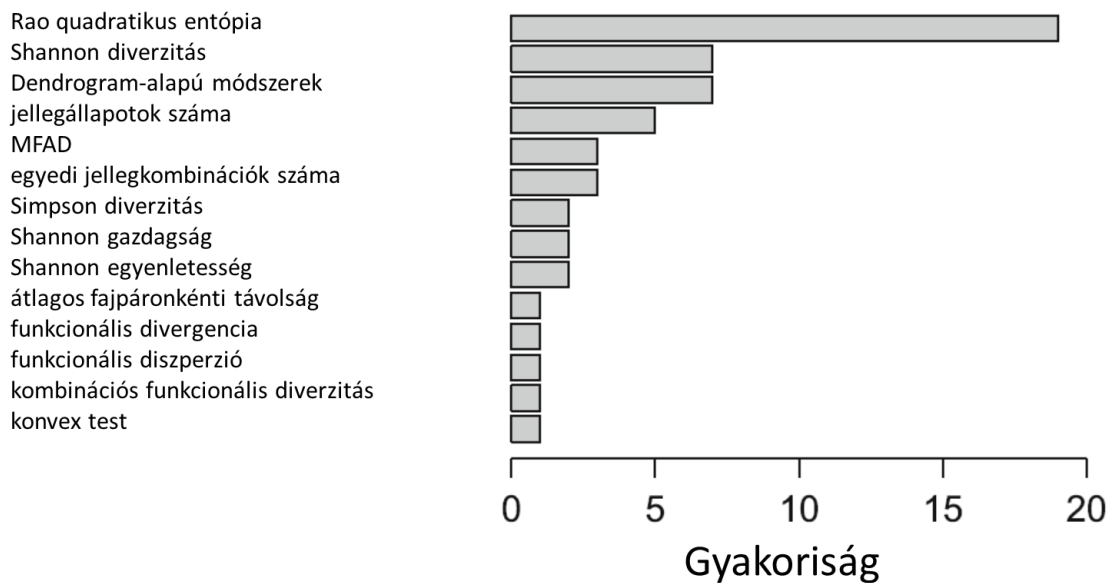
A vízi gerinctelenek funkcionális szerepével kapcsolatos ötlet kétségtelenül Cummins (1974) nevéhez kapcsolódik. Cummins a kisvízfolyásokat funkcionális szempontból vizsgálta, és a vízi gerinctelen fajokat táplálkozásuk alapján különböző csoportokba (legelő, szűrők, detrituszfogyasztók, stb.) sorolta. Ez a modell lett a folyóvízi ökoszisztéma-modellek alapja (Vanotte et al. 1980).

Húsz évvel Cummins publikációját követően egy, a Rhône folyó vízi gerinctelen közösségein dolgozó francia kutatócsoport a jellegek és a környezet összefüggéseit vizsgálva számos további jelleg-definíciójával egészítette ki a vízi gerinctelenekről szerzett tudásunkat (Chevenet et al. 1994, Dolédec és Statzner 1994, Statzner et al. 1994, Usseglio-Polatera 1994). Ezen jellegek egy része a fajok ökológiai adaptációját írja le (a vízi gerinctelenekkel foglalkozó kutatók ökológiai jellegeknek nevezik őket, míg a növényökológusok rendszere szerint válaszjellegnek kellene nevezni őket), míg másik része úgynevezett biológiai jelleg (testméret, éves reprodukciós ciklusok száma, stb.).

Vizsgálati eredményeink alapján a funkcionális diverzitást kifejező cikkek közül 28 csak biológiai jellegeket használt (leggyakrabban a Cummins féle táplálkozási jellegeket), míg 8 ökológiai és biológiai jellegeket is. A növényökológusok koncepciója szerint (35. ábra), valamint Verberk et al. (2013) véleménye szerint az ökológiai jellegeket nem volna szabad a funkcionális diverzitás mérésére használni. A vízi gerinctelenekkel foglalkozó kutatók védelmében azonban érdemes megjegyezni, hogy a vízi gerinctelenek esetében bizonyos jellegek megítélése meglehetősen problémás (a testméret pl. az élőhelyi adaptációt és az ökoszisztéma funkciót is befolyásolja), illetve hogy vízi gerinctelenekkel kapcsolatos publikációk a növényökológusok fogalmi rendszeréhez képest korábban megjelentek. A probléma megoldására azt javasoljuk, hogy különítsük el a funkcionális diverzitás és a jellegdiverzitás fogalmát úgy, hogy a funkcionális diverzitás méréséhez az ökoszisztéma működésével összekapcsolható jellegeket használjuk fel, míg a jellegdiverzitás esetén nincs ilyen megkötés.

4.4.7. A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának mérésére használt függvények

Áttekintésünk alapján 14 olyan függvényt találtunk, melyeket a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-mérésére használtak. Az egyes függvények részletes bemutatására nem térünk ki, hiszen az megtalálható Schmera et al. (2017) közleményében. Azt azonban megjegyezzük, hogy Rao kvadratikus entrópiáját használják a leggyakrabban a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-méréséhez (37. ábra). Következésképpen, a vízi gerinctelen közösségek funkcionális diverzitásának leggyakoribb értelmezése a közösségből véletlenszerűen kiválasztott két egyed funkcionális távolságával írható le. A függvény népszerűsége egyrészt az egyszerű értelmezhetőséggel, másrészt pedig azzal magyarázható, hogy ezt a függvényt használták legelsőként a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-mérésére.



37. ábra: A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-méréséhez használt függvények gyakorisága

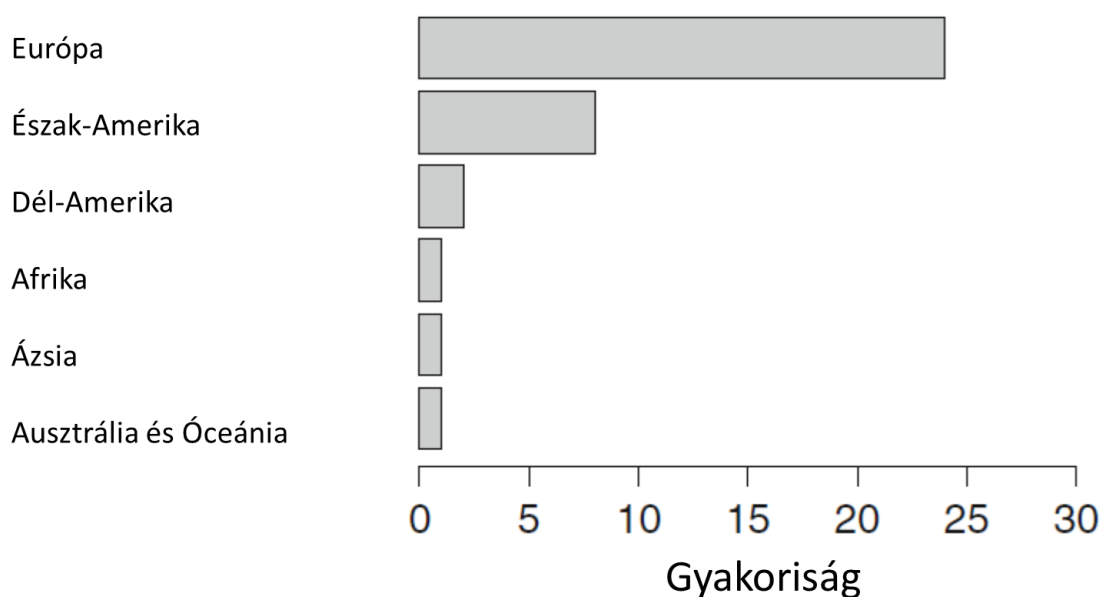
4.4.8. Milyen összefüggés van a funkcionális és a taxonómiai diverzitás között?

A legtöbb vizsgált cikk pozitív összefüggést állapított meg a funkcionális és a taxonómiai diverzitás között (Haybach et al. 2004, Beche és Resh 2007, Heino 2008, Bazzanti et al. 2009, Beche és Statzner 2009, Vandewalle et al. 2010, Gallardo et al. 2011, Feld et al. 2014), míg mások pozitív telítődő összefüggést (Bady et al. 2005, Beche és Statzner 2009). Végezetül egyetlen dolgozat szerint a taxonómiai és a funkcionális diverzitás egymástól meglehetősen független (Reynaga és Dos Santos 2013). Mindezek alapján, a vízi gerinctelenekkel végzett vizsgálatok eredményei szerint pozitív összefüggés áll fenn a funkcionális és taxonómiai diverzitás között (Cadotte et al. 2013).

4.4.9. Kutatások reprezentáltsága

Vizsgálatunk szerint a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos eredmények főleg Európából és Észak-Amerikából származnak, ugyanakkor Dél-Amerika, Afrika, Ázsia, valamint Ausztrália és Óceánia alulreprezentáltak (38. ábra). Ez a globális egyenlőtlenség remélhetőleg motiválja az alulreprezentált kontinensek kutatóit. Ha élőhelytípusokat vizsgálunk, akkor a legtöbb információ folyóvizek vizsgálatából származik (40-ből 36

cikk), míg a tavacskák (40-ből 2) és a tavak (szintén 40-ből 2) alulreprezentáltak. Mindezen eredmények azt mutatják, hogy a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos ismereteink Európai és Észak-Amerikai vízfolyásokból származnak.



38. ábra: A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos publikációk kontinensek szerinti gyakorisága.

4.4.10. A környezeti változók és az emberi zavarás hatása a funkcionális diverzitásra

A legtöbb esettanulmány szerint a környezeti változók befolyásolják a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitását (9. táblázat). A legvalószínűbb magyarázat szerint a közösségeket alkotó fajok válaszcsoportjaik következtében érzékenyek a környezetükre (Townsend és Hildrew 1994), és a környezeti változók a válaszcsoportokon keresztül közvetetten hatnak a funkcionális diverzitásra (35. ábra).

9. táblázat: A környezeti változók funkcionális diverzitásra gyakorolt hatását bemutató esettanulmányok

Élőhely	Független változó	Függő változó	Hatás	Hivatkozás
Kisvízfolyás	pH, moha, nitrogén, szín, aljzat	Shannon gazdagság	szignifikáns	Heino (2005)
Kisvízfolyás	pH, borítottság	Shannon diverzitás	szignifikáns	Heino (2005)
Kisvízfolyás	borítottság, szín	Shannon egyenletesség	szignifikáns	Heino (2005)
Tó	makrofíták, tó felülete, aljzat	Shannon gazdagság	szignifikáns	Heino (2008)
Tó	makrofíták, tó felülete, vízkeménység, foszfortartalom	Shannon diverzitás	szignifikáns	Heino (2008)
Tó	vízkeménység, szín, makrofíták, foszfortartalom	Shannon egyenletesség	szignifikáns	Heino (2008)
Tavacska	mezoélőhely	Shannon diverzitás	szignifikáns	Bazzanti et al. (2009)
Folyó ártér	konnektivitás	Jellegállapotok száma	szignifikáns	Gallardo et al. (2009)
Folyó ártér	konnektivitás	Simpson diverzitás	szignifikáns	Gallardo et al. (2009)
Vízfolyás	mezoélőhely, meredekség, tengerszint feletti magasság, csapadék	Jellegállapotok száma	szignifikáns	Béche és Statzner (2009)
Vízfolyás	természetes környezeti variabilitás	Rao diverzitás	gyenge korreláció	Péru és Dolédec (2010)
Vízfolyás	helyi környezeti változók	Dendrogram-alapú módszer	szignifikáns	Colzani et al. (2013)
Vízfolyás	helyi környezeti változók	Funkcionális diszperzió	szignifikáns	Colzani et al. (2013)
Vízfolyás	jégsapka mérete	Rao diverzitás	szignifikáns	Brown és Milner (2012)
Vízfolyás	jégsapka mérete	Dendrogram-alapú módszer	szignifikáns	Brown és Milner (2012)
Folyó ártér	Turbiditás, klorofill-a, nitrogéntartalom	Rao diverzitás	szignifikáns	Gallardo et al. (2011)
Vízfolyás	vízgyűjtő mérete	Egyedi jellegkombinációk száma	szignifikáns	Schmera et al. (2012)
Vízfolyás	vízfolyás szélessége	Kombinatorikai funkcionális diverzitás	gyenge korreláció	Podani et al. (2013)
Vízfolyás	vízgyűjtő mérete	Egyedi jellegkombinációk száma	szignifikáns	Schmera et al. (2013b)
Vízfolyás	faanyag kondicionáltsága	Rao diverzitás	szignifikáns	Vaz et al. (2014)

Ha azonban az emberi zavarás funkcionális diverzitásra gyakorolt hatását vesszük górcső alá, akkor az eredmények meglehetősen ellentmondásosak (10. táblázat). A legtöbb esettanulmány szerint a funkcionális diverzitás érzékenyen reagál az emberi zavarás hatására. Ugyanakkor számos esettanulmány ellentmond a várt eredményeknek. Devin et al. (2005) például azt tapasztalták, hogy a Moselle folyóban számos őshonos faj idegen fajra cserélődött le. Ennek hatására a fajszám nem változott (hiszen ahány invazív faj jelent meg, megközelítőleg annyi őshonos faj tűnt el), ugyanakkor a közösség funkcionális diverzitása szignifikánsan növekedett (többnyire az invazív fajok megjelenésének következtében). Következésképpen nem lehet egységes következtetést levonni az emberi zavarás funkcionális diverzitásra gyakorolt hatásáról.

10. táblázat: Az emberi zavarás funkcionális diverzitásra gyakorolt hatását bemutató esettanulmányok

Élőhely	Független változó	Függő változó	Hatás	Hivatkozás
vízfolyás	idegen fajok	Shannon diverzitás	érzékeny, nő	Devin et al. (2005)
vízfolyás	szennyvíz	Rao diverzitás	érzékeny	Péru és Dolédec (2010)
vízfolyás	környezeti stresszfaktor	Rao diverzitás	nincs összefüggés	Vandewalle et al. (2010)
vízfolyás	üledékszennyezés	Rao diverzitás	nem érzékeny	Coals et al. (2011)
vízfolyás	üledékszennyezés	Rao diverzitás	nem érzékeny	Coals et al. (2011)
vízfolyás	tápanyag-felhalmozás, élőhelyi degradáció	Egyedi jellegkombinációk száma	érzékeny	Schmera et al. (2012)
vízfolyás	üledék-felhalmozódás	Rao diverzitás	érzékeny	Buendia et al. (2013)
vízfolyás	vízmenyiség csökkenés	Rao diverzitás	nem érzékeny	Graebel et al. (2013)
vízfolyás	szabályozás	Rao diverzitás	érzékeny	Martinez et al. (2013)
vízfolyás	hidromorfológiai módosítás	Rao diverzitás	gyenge hatás	Feld et al. (2014)
tó	vízgyűjtőn tájhasználat változása	Rao diverzitás	érzékeny	Kovalenko et al. (2014)
vízfolyás	üledék-lerakódás	Rao diverzitás	érzékeny	Lange et al. (2014)

4.4.11. Mely ökoszisztéma-funkciókra van hatása a funkcionális diverzitásnak?

Definíciója szerint a funkcionális diverzitás kapcsolatot teremt a biodiverzitás és az ökoszisztéma funkciók között. Ennek ellenére nem találtunk olyan közleményt, amelyben bármiféle ökológiai funkciót funkcionális diverzitással korreláltattak volna.

Ez azért meglepő, mert kísérletes eredmények szerint a szűrő gerinctelenek diverzitása befolyásolja a vízoszlopból történő szűrés hatékonyságát (Cardinale et al. 2002), illetve a detritívórok diverzitása komoly hatással van a vízbe behulló falevelek lebontására (Jonsson és Malmqvist 2000, 2003, Gessner et al. 2010, Lecerf és Richardson 2010, Frainer et al. 2014, Frainer és McKie 2015).

A kapott eredmények legvalószínűbb magyarázata az, hogy a kutatók a funkcionális diverzitás fogalmát nem kapcsolják konkrét ökológiai funkciókhoz, hanem inkább a közösségi diverzitás egy olyan aspektusának tekintik, ami az ökológiai funkciókért

általában véve tehető felelőssé. Mindez érthető annak tükrében, hogy a vízi gerinctelenek számos ökoszisztéma funkciót látnak el.

4.4.12. Funkcionális diverzitás-kutatással kapcsolatos javaslatok

Az áttekintés alapján a következő javaslatokat tudjuk megfogalmazni:

1. Építsük be a filogenetikus diverzitást a funkcionális diverzitás számszerűsítésébe, hiszen ilyen vizsgálattal még nem találkoztunk
2. A sokféle funkcionális diverzitási függvény alkalmazása nem teszi lehetővé a szisztematikus áttekintések elkészítését. Ezért javasoljuk ugyanazon módszer (pl. Rao index) használatát.
3. Számos vízi gerinctelen taxonról szóló ismeretünk hiányos, ezért javasoljuk a jellegek alaposabb kutatását.
4. Kevés információ áll rendelkezésünkre a taxonómiai és a funkcionális diverzitás összefüggéséről, ezért javasoljuk ennek alaposabb vizsgálatát.
5. A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásáról szóló ismereteink főleg európai és észak-amerikai vízfolyásokról származnak. Ennek következtében tudásunk torz lehet. Javasoljuk ennek megszüntetését. Fontos lenne ezért más biogeográfiai régiók kutatása.
6. Javasoljuk a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos funkcionális diverzitás-kutatás és az ökoszisztéma funkció-kutatás közötti szakadék méretének csökkentését.

5. Összegzés

Habár Clements és Gleason vitája az ökológiai közösségek szerveződéséről jó néhány évtizeddel ezelőtt történt, a nézetletérés alapjául szolgáló téma még ma is az ökológia legégetőbb kérdései közé tartozik: Hogyan szerveződnek az ökológiai közösségek, illetve miről árulkodnak a közösségi mintázatok? Jelen dolgozat a közösségi mintázatok feltárására használt módszerekkel foglalkozik. Kutatási eredményeink az alábbiak szerint összegezhetők:

1. A közösségszerveződést befolyásoló mechanizmusok feltárásának egyik lehetséges módja az, amikor a közösségi mintázatokat használjuk a mögöttes mechanizmusok azonosítására. Ezen módszerek közül talán a leggyakrabban alkalmazott eljárás az EMS módszer. Kimutattuk, hogy az EMS módszer első lépésének számító adatmátrix-átrendezés befolyásolhatja a későbbi tesztek eredményét (felhasználó által definiált helyek és fajok sorrendje), illetve hogy a korrespondencia elemzéssel átrendezett adatmátrix (1) nem használható valós környezeti gradiensek vizsgálata esetén, (2) nem szükségszerűen vizsgálja a közösség teljes varianciáját, illetve (3) nem tekinthetjük egy standardizált módszernek. Eredményeink szerint a koherencia teszt nem alkalmas a sakktábla mintázat kimutatására, a fajkicserélődési teszt pedig nem képes egymásbaágyazott mintázatot egyértelműen kimutatni. Véleményünk szerint a clements-i, a gleason-i és az egyenletesen elosztott mintázatok csak valós környezeti gradiensek mentén értelmezhetőek. Valós környezeti gradiensek vizsgálata ugyanakkor megkövetelné a fajok adatmátrixon belüli sorrendjének - az EMS módszerben meg nem határozott - definícióját is. Zajtesztek sorozata kimutatta, hogy az idealizált mintázatok kimutatásának megbízhatósága jelentősen különbözik. Mindezen eredmények alapján nem javasoljuk az EMS módszert a közösségi mintázatok azonosítására.
2. Javaslatot tettünk egy, a közösségi mintázatok elemzésére alkalmas eljárásra (SDR módszer). Az eljárás a helypárok fajszerát bontja fel (1) átfedő és (2) kicserélt fajokra, illetve a (3) a helypár fajszer-különbségére. A három

komponens, illetve azok különböző kombinációi lehetőséget teremtenek a közösségi ökológia gyakran használt koncepcióinak (pl. béta diverzitás, egymásbaágyazottság) számszerűsítésére. Ha az alkalmazott függvényeket függetleníteni kívánjuk a helypár teljes fajszámától, akkor elosztjuk azokat a helypár teljes fajszámával. Az osztás következtében kapott három relativizált komponensünk összege mindig 1, ezért azok ábrázolhatóak egy háromszög- vagy simplex ábrán. A relativizált komponensek értékei, illetve azok háromszögábrán elfoglalt pozíciói lehetőséget teremtenek a közösségi mintázatok ökológiai szempontú értelmezésére.

3. A béta diverzitás komponensekre történő felbontása a numerikus ökológia egyik legdinamikusabban fejlődő területe. A felbontás jelentősége abban áll, hogy a béta diverzitást olyan egyedi komponensekre bontja, melyek eltérő mögöttes mechanizmusok meglétét feltételezik. Kutatásaink során összehasonlítottuk az SDR módszerben megfogalmazott béta diverzitás-felbontást (POD felbontást) egy másik javaslattal (BAS felbontás). Megállapítottuk, hogy a két rendszer nehezen összehasonlítható, hiszen a POD felbontás egy komplex rendszer része (SDR módszer), míg a BAS felbontást nehéz egyéb ökológiai koncepciókkal kapcsolatban hozni (pl. egymásbaágyazottság). Kimutattuk, hogy a BAS felosztás komponensei nem egységesen relativizáltak, illetve egymásbaágyazottság hiányában a fajszámkülönbség meglététől függetlenül csupán fajszám-kicserélődést jeleznek. Mindezek alapján a béta diverzitás BAS felbontásának használatát nem tudjuk támogatni.
4. A diverzitásfelosztás a leggyakrabban alkalmazott eljárás a béta diverzitás számszerűsítésére hierarchikus mintavételezés esetén. Kimutattuk, hogy az így kapott béta diverzitási értékek összehasonlítását korlátozza a mintaméretek esetleges különbözősége, illetve a mintavételi egységek diverzitás-felosztásban alkalmazott aggregációja. Javaslatot tettünk egy olyan eljárásra, aminek segítségével hierarchikus mintavételezés esetén is torzítatlanul számítható a különböző szintek béta diverzitása (relatív béta diverzitás), illetve a tájelemek hozzájárulása (hozzájárulási érték) úgy, hogy ezen értékeket nem befolyásolja a minta és a fókusz mérete sem. A módszert egy null modell tesztel egészítettük

- ki. Az új módszer használhatóságának alátámasztására különféle statisztikai tesztek alkalmaztunk. Az új módszer lehetőséget teremt a béta diverzitás alaposabb megismerésére.
5. A közösségi mintázatok feltárása hagyományosan helypárok vizsgálatával történik. Egyes vélemények szerint azonban a helypárokkal végzett vizsgálatok aggregációja (pl. átlaga) nem képes megfelelő módon jellemezni az adatmátrix tulajdonságait, ezért speciális függvényekre van szükség. Az ilyen - teljes adatmátrixokat vizsgáló - függvényekre komoly figyelem irányult az utóbbi években. Sajnos azonban a helypárokról a teljes adatmátrix vizsgálatára történő áttérés nem egyszerű feladat. Tisztáztuk az átfedő fajok fogalmát, javaslatot tettünk a teljes adatmátrixot vizsgáló módszerek osztályozására, illetve összehasonlítottuk a már létező módszereket. Mesterséges és valós adatokon végzett vizsgálataink azt mutatják, hogy a közösségi mintázatról levont következtetések jelentősen függnak az alkalmazott módszertől. Következésképpen, eredményeink a módszer kiválasztásának fontosságát hangsúlyozzák.
 6. Javaslatot tettünk az SDR módszer jelleg és filogenetikai alapú kiterjesztésére. Javaslatunk szerint a vizsgált közösségek teljes taxonómiai, funkcionális vagy filogenetikai diverzitását értelmezhetjük egy faként, ahol a fa terminális csomópontjai maguk a fajok. Az SDR módszer logikáját követve felbonthatjuk a helypárok ághosszait közös és egyedi ághosszokra, illetve kifejezhetjük a béta diverzitást és annak komponenseit (kicserélődést és különbséget). Következésképpen létrehoztunk egy módszert, ami lehetőséget teremt a taxonómiai, filogenetikai és funkcionális béta diverzitások ($T\beta$, $P\beta$ és $F\beta$) ugyanazon módszertan szerinti mérésére, illetve azok kicserélődési és különbözőségi komponensekre történő felbontására.
 7. A jelleg alapú vizsgálatoknak kiemelt szerepük van a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos kutatásokban, hiszen egymástól távoli területek közösségeinek összehasonlítását teszik lehetővé még akkor is, ha azok fajkészlete különböző. Kimutattuk, hogy vízi gerinctelenekkel foglalkozó kutatók a súlyozás alatt kétféle

matematikai eljárást is használnak, illetve nem minden esetben tudják a faj-jelleg és hely-faj adattáblákat megfelelően összekötni és értelmezni. Bemutattuk, hogy egyes véleményekkel ellentétben a jellegértékek jelenlét/hiány, abundancia, illetve log-transzformált abundancia adatokkal is súlyozhatók és értelmezhetők. Azonosítottunk néhány vízi gerinctelenek jelleg alapú vizsgálatával kapcsolatos következtetlenséget és javaslatot tettünk egy egységes terminológiára, ami lehetővé teszi a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos jellegek operatív használatát.

8. Javaslatot tettünk egy új funkcionális diverzitási függvényre (MFAD). Mesterséges és valós adatok felhasználásával bemutattuk, hogy az új függvény teljesíti mind az iker-, mind a monotonitási kritériumot, továbbá nem érzékeny a gyűjtött fajok számára. Javaslatot tettünk továbbá arra, hogyan lehet kvantifikálni a közösség egy tagjának hozzájárulását a közösség teljes funkcionális diverzitásához. Mindehhez az általunk javasolt MFAD indexből indultunk ki. Megmutattuk, hogy az MFAD lebontható a funkcionális egységek funkcionális értékére (FV) oly módon, hogy a funkcionális egység eltávolítása esetén az egység funkcionális értéke matematikai összefüggésben van az új közösség csökkenő MFAD értékével. Valós adatok felhasználásával demonstráltuk az új módszer működését.
9. Áttekintettük a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos kutatásokat. Megállapítottuk, hogy a Cummins féle táplálkozási jellegek mellett számos biológiai és ökológiai jelleget használnak a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának kifejezésére. Tizennégy függvény használatát regisztráltuk, melyek közül Rao kvadratikus entrópiáját használják a leggyakrabban. Megállapítottuk, hogy a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásról alkotott tudásunk akár torz is lehet, hiszen az főleg európai és észak-amerikai vízfolyások vizsgálatán alapul. A legtöbb publikált tanulmány szerint az élőhely környezeti változói befolyásolják a vízi gerinctelen közösségek funkcionális diverzitását, ugyanakkor az emberi zavarás hatásának megítélése ellentmondásos. A tudományterület fejlődése érdekében javaslatokat is megfogalmaztunk.

6. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm szépen Podani Jánosnak, Erős Tibornak és Gál Sándornak a dolgozattal kapcsolatos kritikai észrevételeiket és megjegyzéseiket.

A doktori értekezés alapjául szolgáló cikkek nem jöhettek volna létre társszerzőim közreműködése nélkül. Mindezek alapján köszönettel tartozom Paulo A.V. Borgesnek, Botta-Dukát Zoltánnak, Pedro Cardosonak, Jose Carlos Carvalhonak, Youhua Chennek, Sylvain Dolédecnek, Erős Tibornak, Mikael Forteliusnak, Jani Heinonak, Podani Jánosnak, N. LeRoy Poffnak és Francois Rigalnak.

Köszönettel tartozom az Eszterházy Károly Egyetem (Eger), a Pécsi Tudományegyetem (Pécs) és az Eötvös Loránd Tudományegyetem (Budapest) tanárainak élvezetes előadásaikért, szemináriumaikért és gyakorlataikért. Külön köszönet illeteti egykori témavezetőimet, név szerint Kiss Ottót, Horváth Győzöt és Bíró Pétert.

Sok köszönettel tartozom volt és jelenlegi munkatársaimnak az MTA Agrártudományi Kutatóközpont Növényvédelmi Intézetéből (Budapest), a Neuchateli Egyetemről (Neuchatel, Svájc), a Nyíregyházi Egyetemről (Nyíregyháza), a Bázeli Egyetemről (Bázel, Svájc), illetve az MTA Ökológiai Kutatóközpontból, hogy mindig számíthattam segítségükre. Külön köszönettel tartozom volt és jelenlegi munkahelyi vezetőimnek, név szerint Kőmíves Tamásnak, Tóth Mikósnak, Szőcs Gábornak, Szentkirályi Ferencnek, Patrick Guerinnek, Balázsy Sándornak, Bruno Baurnak, Bíró Péternek, Erős Tibornak, G.-Tóth Lászlónak és Báldi Andrásnak, akik lehetőséget biztosítottak a kutatásaim elvégzésére.

Köszönöm szépen Kiss Ottónak, hogy tudományos karrieremet elindította. Hálaival tartozok Szentkirályi Ferencnek, aki lehetőséget biztosított arra, hogy csatlakozzak egy tudományos műhelyhez, illetve messzemenőig támogatott abban, hogy doktori (PhD) tanulmányaimat elkezdjem. Köszönöm Szentesi Árpádnak, Jermy Tibornak, Kiss Balázsnak, Kádár Ferencnek, Kozár Ferencnek és Samu Ferencnek a "Növényvédelmiben" töltött rendkívül hasznos éveket és a tanulságos szakmai beszélgetéseket.

Szakmai fejlődésemet leginkább a Bruno Baurral, Erős Tiborral és Podani Jánossal végzett közös kutatások segítették elő. Ezúton köszönöm mindhármasuk áldozatos munkáját és őszinte barátságát.

Végezetül, de nem utolsó sorban köszönetet szeretnék mondani családomnak. Támogatásuk és végtelen türelmük lehetővé tette a dolgozat alapjául szolgáló közlemények, és a dolgozat létrejöttét.

7. Felhasznált irodalom

- Anderberg MR (1973) Cluster analysis for application. Wiley, New York
- Allen TFH és Starr TB (1982) Hierarchy. Perspectives for Ecological complexity. Chicago University Press, Chicago
- Almeida-Neto M, Guimaraes P, Guimaraes PR, Loyola RD és Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 8: 1227-1239.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellen M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davis KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC és Swenson NG (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Anderson MJ, Ellingsen KE és McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683-693.
- Archambault V, Usseglio-Polatera P és Vanden Bossche JP (2005) Functional differences among benthic macroinvertebrate communities in reference streams of same order in a given biogeographic area. *Hydrobiologia* 551: 171-182.
- Arita HT (2017) Multisite and multispecies measures of overlap, co-occurrence, and co-diversity. *Ecography* 40: 709-718.
- Bacaro G, Gioria M és Ricotta C (2012) Testing for differences in beta diversity from plot-to-plot dissimilarities. *Ecological Research* 27: 285-292.
- Bady P, Dolédec S, Fesl C, Gayraud S, Bacchi M és Schöll F (2005) Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: the effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 50: 159-173.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223-1232.
- Baselga A (2013) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity might be misleading. *Ecography* 36: 124-128.
- Baselga A, Jiménez-Valverde A és Niccolini G. (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters* 3: 642-645.
- Baselga A és Leprieur F (2015) Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1069-1079.
- Baselga A, Orme D, Villeger S, de Bortoli J és Leprieur F (2013) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. <http://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Bazzanti M, Bella VD és Grezzi F (2009) Functional characteristics of macroinvertebrate communities in Mediterranean ponds (Central Italy): Influence of water permanence and mesohabitat type. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 45: 29-39.
- Bêche LA és Resh VH (2007) Biological traits of benthic macroinvertebrates in California mediterranean-climate streams: long-term annual variability and trait diversity patterns. *Fundamental and Applied Limnology* 169: 1-23.
- Bêche LA és Statzner B (2009) Richness gradients of stream invertebrates across the USA: taxonomy- and trait-based approaches. *Biodiversity and Conservation* 18: 3909-3930.
- Beever EA, Swihart RK és Bestelmeyer BT (2006) Linking the concept of scale to studies of biological diversity: evolving approaches and tools. *Diversity and Distributions* 12: 229-235.

- Bellwood DR, Wainwright PC, Fulton CJ és Hoey AS (2006) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 101-107.
- Bevilacqua S, Plicanti A, Sandulli R és Terlizzi A (2012) Measuring more of β -diversity: Quantifying patterns of variation in assemblage heterogeneity. An insight from marine benthic assemblages. *Ecological Indicators* 18: 140-148.
- Blanck A és Lamouroux N (2007) Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* 34: 862-875.
- Bonada N, Prat N, Resh VH és Statzner B (2006) Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology* 51: 495-523.
- Borcard D, Gillet F és Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer, New York
- Botta-Dukát Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-173.
- Brouard O, Cereghino R, Corbara B, Leroy C, Pelozuelo L, Dejan A és Carrias FJ (2012) Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology* 57: 815-823.
- Brown LE és Milner AM (2012) Rapid loss of glacial ice reveals stream community assembly process. *Global Change Biology* 18: 2195-2204.
- Brooks AJ, Chessman BC és Hausler T (2011) Macroinvertebrate traits distinguish unregulated rivers subject to water abstraction. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 419-435.
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ és Green JL (2008) Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105: 11505-11511.
- Buendia C, Gibbins CN, Verica D, Batalla RJ és Douglas A (2013) Detecting the structural and functional impacts of fine sediment on stream invertebrates. *Ecological Indicators* 25: 184-196
- Cadotte MW, Carscadden K és Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Cardinale BJ, Palmer MA és Collins SL (2002) Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.
- Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, Fortelius M, Borges PAV, Podani J és Schmera D (2014) Partitioning taxon, phylogenetic, and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography* 41: 749-761.
- Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D és Podani J (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.
- Chao A, Chiu CH és Hsieh TC (2012) Proposing resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 39: 2037-2051.
- Chao A, Chiu CH és Jost L (2010) Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3599-3609.
- Chapin III FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC és Diaz S (2000) Consequence of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Charvet S, Statzner B, Usseglio-Polatera P és Dumont B (2000) Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology* 43: 277-296.
- Chen Y és Schmera D (2015) Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: E7161.
- Chevenet F, Doledec S és Chessel D (1994) A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31: 295-309.
- Chiarucci A, Bacardo G és Rocchini D (2008) Quantifying plant species diversity in a Natura 2000 network: Old ideas and new proposals. *Biological Conservation* 141: 2608-2618.

- Cingolani AM, Vaieretti MV, Gurvich DE, Gioris MA és Cadibo M (2010) Predicting alpha, beta and gamma plant diversity from physiognomic and physical indicators as a tool for ecosystem monitoring. *Biological Conservation* 143: 2570-2577.
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18: 117-143.
- Clements FE (1916) Plant succession, an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution, Washington.
- Colas F, Archaimbault V, Férard JF, Bouquerel J, Roger MC és Devin S (2013) Benthic indicators of sediment quality associated with run-of-river reservoirs. *Hydrobiologia* 703: 149–164.
- Colzani E, Siqueira T, Suriano MT és Roque FO (2013) Response of aquatic insects functional diversity to landscape changes in Atlantic Forest. *Biotropica* 45: 343-350.
- Conor EF, Collins MD és Simberloff D (2013) The checker history of checkerboard distributions. *Ecology* 94: 2403-2414.
- Crist TO és Veech JA (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* 9: 923-932.
- Crist TO, Veech JA, Gering JC és Summerville KS (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *The American Naturalist* 162: 734-743.
- Cummins KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* 24: 631-641.
- Cummins KW, Merritt RW és Andrade PCN (2005) The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies of Neotropical fauna and Environment* 40: 69-89.
- Dallas T (2014) metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography* 37: 402-405.
- Dallas T és Presley SJ (2014) Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. *Oikos* 123: 866-875.
- de la Sancha NU, Higgins CL, Presley SJ és Strauss RE (2014) Metacommunity structure in a highly fragmented forest: has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns? *Diversity and Distributions* 20: 1058-1070.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W és Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040.
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML és Diamond JD (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Boston. pp. 342-444.
- Diserud OH és Ødegaard F (2007) A multiple-site similarity measure. *Biology Letters* 3: 20-22.
- Dolédec S és Bonada N (2013) So What? Implications of loss of biodiversity for ecosystem functioning. In: Sabater S & Elosegi A (eds) *River Conservation Challenges and Opportunities* pp. 169-192, Fundacion BBVA, Madrid,.
- Dolédec S, Olivier JM és Statzner B (2000) Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream communities: effect of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie* 148: 25–43.
- Dolédec S és Statzner B (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: 548 plant and animal species in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 523-538.
- Dolédec S és Statzner B (2010) Response of freshwater biota to human disturbances: contribution of J-NABS to the developments in ecological integrity assessments. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 286-311.
- Dolédec S, Statzner B és Bournaud M (1999) Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology* 42: 737–758.
- Engloner AI (2012) Alternative ways to use and evaluate Kohler's ordinal scale to assess aquatic macrophyte abundance. *Ecological Indicators* 20: 238–243.

- Ernst R, Linsenmair KE és Rodel MO (2006) Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133: 143-155.
- Erős T (2007) Partitioning the diversity of riverine fish: the role of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400-1415.
- Erős T, Sály P, Takács P, Higgins CL, Bíró P és Schmera D (2014) Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia* 722: 31-43.
- Erős T, Tóth B, Sevcsik A és Schmera D (2008) Comparison of fish assemblage diversity in natural and rip-rap habitats in the littoral zone of a large river (River Danube, Hungary). *International Review of Hydrobiology* 93: 88-105.
- Excoffier L, Smouse PE és Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- Eyere MD és Rushton SP (1989) Qualification of conservation criteria using invertebrates. *Journal of Applied Ecology* 26: 159-171.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- Feld CK, de Bello F és Dolédec S (2014) Biodiversity of traits and species both show weak response to hydromorphological alteration in lowland river macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 59: 233-248.
- Feoli E, Orlóci L, Scimone M (1984) Comparison of ordinations of some Apennine forest communities based on different characters and methods. *Studia Geobotanica* 4: 137-145.
- Feoli E, Orlóci L, Scimone M (1985) Measuring structural convergence of vegetation types on the basis of floristic data. *Abstracta Botanica* 9: 17-32.
- Feoli E, Scimone M (1984) A quantitative view of textural analysis of vegetation and examples of application of some methods. *Archivio botanico e biogeografico Italiano* 60: 73-84.
- Frainer A és McKie BG (2015) Shifts in the diversity and composition of consumer traits constrain the effects of land use on stream ecosystem functioning. *Advances in Ecological Research* 52: 169-200.
- Frainer A, McKie BG és Malmqvist B (2014) When does diversity matter? Species functional diversity and ecosystem functioning across habitat and seasons in a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 83: 460-469.
- Frissell CA, Liss WJ, Warren CE és Hurley MD (1986) A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10: 199-214.
- Gallardo B, Dolédec S, Paillex A, Arscott DB, Sheldon F, Zilli F, Mérigoux S, Castella E és Comin FA (2014) Response of benthic macroinvertebrates to gradients in hydrological connectivity: a comparison of temperate, subtropical, Mediterranean and semiarid river floodplains. *Freshwater Biology* 59: 630-648.
- Gallardo B, Gascon S, Quintana X és Comin FA (2011) How to choose a biodiversity indicator – Redundancy and complementarity of biodiversity metrics in freshwater ecosystems. *Ecological Indicators* 11: 1177-1184.
- Gallardo B., Gascon S, Cabezas A, Gonzalez M, Garcia M és Comin FA (2009) Relationship between invertebrate traits and lateral environmental gradients in a Mediterranean river-floodplain. *Fundamental and Applied Limnology* 173: 281-292.
- Gayraud S, Statzner B, Bady P, Hyabach A, Scholl F, Usseglio-Polatera P és Bachhi M (2003) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology* 48: 2045-2064.
- Gering JC, Crist TO és Veech JA (2003) Multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17: 488-499.
- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie B, Bargett RD, Wall DH és Hattenschwiler S (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 372-380.

- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Graeber D, Pusch MT, Lorenz S és Brauns M (2013) Cascading effects of flow reduction on the benthic invertebrate community in a lowland river. *Hydrobiologia* 717: 147-159.
- Graham C és Fine P (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. *Ecology Letters* 11: 1265-1277.
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli NJ és Chao A (2013) Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. *Encyclopedia of Biodiversity* 5: 195-211.
- Gotelli NJ és Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Gotelli NJ és Graves G (1996) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA
- Gotelli NJ és Ulrich W (2012) Statistical challenges in null model analysis. *Oikos* 121: 171-180.
- Haybach A, Schöll F, König B és Kohmann F (2004) Use of biological traits for interpreting functional relationships in large rivers. *Limnologia* 34: 451-459.
- He F és Legendre P (2002) Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83: 1185-1196.
- Heino J (2005) Functional diversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology* 50: 1578-1587.
- Heino J (2008) Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography* 53: 1446-1455.
- Heino J, Schmera D és Erős T (2013) A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology* 58: 1539-1555.
- Heino J, Nokela T, Soininen J, Tolkkinen M, Virtanen L és Virtanen (2015) Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60: 973-988.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH és Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by intraspecific functional dissimilarity. *Science* 306: 1019.
- Hurlbert SL (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Izsák J (2001) Bevezetés a biológiai diverzitás mérésének módszertanába. Scientia Kiadó, Budapest.
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist* 11: 37-50.
- Jiguet F, Julliard R, Couvet D és Petiau A (2005) Modelling spatial trends in estimated species richness in breeding bird survey data: a valuable tool in biodiversity assessment. *Biodiversity and Conservation* 14: 3305-4424.
- Jonsson M és Malmqvist B (2000) Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89: 519-523.
- Jonsson M és Malmqvist B (2003) Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses. *Oecologia* 134: 554-559.
- Jurasinski G, Retzer V és Beierkuhnlein C (2009) Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* 159: 15-26.
- Kenkel NC, Juhász-Nagy P és Podani J (1989) On sampling procedures in population and community ecology. *Vegetatio* 83, 195-207.
- King AW (1997) Hierarchy theory: a guide to system structure for wildlife biologists. In Bissonette JA (ed) *Wildlife and landscape ecology*. Springer, Berlin, pp. 185-212.
- Koch LF (1957) Index of biotic dispersity. *Ecology* 38: 145-148.
- Koleff P, Gaston KJ és Lennon JJ (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Kovalenko KA, Brady VJ, Ciborowski JJH, Ilyuskin S és Johnson LB (2014) Functional changes in littoral macroinvertebrate communities in response to watershed-level anthropogenic stress. *Plos One* 9: e101499.

- Laliberté E és Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Lamouroux N, Poff NL és Angermeier PL (2002) Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* 83: 1792–1807.
- Lancaster J, Bradley DC, Hogan A és Waldorn S (2005) Intarguild omnivory in predatory stream insects. *Journal of Animal Ecology* 74: 619-629.
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Lange K, Townsend CR és Matthaei CD (2014) Can biological traits of stream invertebrates help disentangle the effects of multiple stressors in an agricultural catchment? *Freshwater Biology* 59: 2431-2446.
- Larsen S és Ormerod SJ (2010) Combined effects of habitat modification on trait composition and species nestedness in river invertebrates. *Biological Conservation* 143: 2638-2646.
- Lausi D, Nimis PL (1985) The study of convergent evolution in plants and plant communities: A quantitative approach. *Abstracta Botanica* 9: 67-77.
- La Sorte FA, McKinney ML, Pysek P, Klotz S, Rapson HL, Celesti-Grapow L és Thompson K (2008) Distance decay of similarity among European urban floras: the impact of anthropogenic activities on β diversity. *Global Ecology and Biogeography* 17: 363-371.
- Lawton JH és Brown VK (1993) Redundancy in ecosystems. In Schulze E, Money H (eds) *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin, pp. 255-270.
- Lecerf A és Richardson JS (2010) Biodiversity-ecosystem function research: insight gained from streams. *River Research and Applications* 26: 45-54.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.
- Legendre P és De Cáceres M (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16: 951-963.
- Legendre P és Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, Elsevier
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M és Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Leibold MA és Mikkelsen GM (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97: 237-250.
- Leprieur F, Albouy C, De Bortoli J, Cowman, PF, Bellwood DR és Mouillot D. (2012) Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between ‘true’ turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS One* 7: e42760.
- Lozupone CA és Knight R (2005) UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Applied Environmental Microbiology* 71: 8228-8235.
- Magurran E (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London
- Martinez A, Larranaga A, Basarungen A, Perez J, Medoza-Lera C és Pozo J (2013) Stream regulation by small dams affects benthic macroinvertebrate communities: from structural changes to functional implications. *Hydrobiologia* 711: 31-42.
- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB és Bastow WJ (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG és Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 11: 112-118.
- McCune B és Grace JB (2002) *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon, USA.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E és Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- Mermillod-Blondin F, Gerino M, des Chatelliers MC és Degrange V (2002) Functional diversity among 3 detritivorous hyporheic invertebrates: an experimental study in microcosms. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 132-149.

- Meynard C, Devictor V, Moullot D, Thuiller W, Jiguet F és Mouquet N (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do alpha, beta and gamma components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography* 20: 893-903.
- Mielke PW, Berry KJ (2001) *Permutation methods: A distance function approach*. Springer Series in Statistics, Springer
- Mihaljevic JR, JOseph MB és Johnson PTJ (2015) Using multispecies occupancy models to improve the characterization and understanding of metacommunity structure. *Ecology* 96: 1783-1792.
- Mittelbach GG (2012) *Community Ecology*. Sinauer, Massachusetts, USA
- Monaghan KA és Soares AMVM (2014) The deviation of long-transformed abundance data for the qualitative analysis of macroinvertebrate traits - an addendum to "A macroecological perspective of trait patterns in stream communities" by Heino et al. (2014). *Freshwater Biology* 59: 1551-1557.
- Mouchet M, Guilhaumon F, Villeger S, Mason NWH, Tomasini JA és Moullot D (2008) Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117: 794-800.
- Moullot D, Mason WHN, Dumay O és Wilson JB (2005) Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353-359.
- Moullot D, Villéger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-Gonzalez JE, Bender M, Chabanet P, Floeter SR, Friedlander A, Vigliola L és Bellwood DR (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 13757-13762.
- Müller J és Großner MM (2010) Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. *Biological Conservation* 143: 625-633.
- Nenadic O és Greenacre M (2007) Correspondence analysis in R, with two- and three-dimensional graphics: The ca package. *Journal of Statistical Software* 20: 1-13-
- Orlóci L (1972) On objective functions of phytosociological resemblance. *American Midland Naturalist* 88: 28-55.
- Orlóci L (1991) On character-based plant community analysis: choice, arrangement, comparison. In Feoli E és Orlóci (eds.) *Computer assisted vegetation analysis*. pp. 81-86.
- Palmer MW és White PS (1994) Scale dependence and the species-area relationship. *The American Naturalist* 144: 717-740.
- Patterson BD és Atmar W (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 28: 65-82.
- Pavoine S, Ollier S és Dufour AB (2005) Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters* 8: 579-586.
- Pavoine S, Vallet J, Dufour AB, Gachet S és Daniel H (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391-402.
- Peru N és Dolédec S (2010) From compositional to functional biodiversity metrics in bioassessment: a case study using stream macroinvertebrate communities. *Ecological Indicators* 10: 1025-1036.
- Petchey OL (2003) Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos* 101: 323-330.
- Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH és Woodward G (2004a) Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* 104: 467-476.
- Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS és Gaston KJ (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977-985.
- Petchey OL és Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Petchey OL és Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.

- Petchey OL és Gaston KJ (2007) Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422-1426.
- Petchey OL és Gaston KJ (2009) Dendrograms and measures of functional diversity: a second instalment. *Oikos* 118: 1118-1120.
- Petchey OL, Hector A és Gaston KJ (2004b) How different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847-857.
- Peterson DL és Parker VT (1998) *Ecological scale*. Columbia University Press, New York.
- Pielou EC (1975) *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- Podani J (1985) Syntaxonomic congruence in a small-scale vegetation survey. *Abstracta Botanica* 9: 99-128.
- Podani J (1997) Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelseibe. *Scientia Kiadó*, Budapest
- Podani J (1999) Extending Gower's general coefficient for similarity to ordinal characters. *Taxon* 48: 331-340.
- Podani J (2000) *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Podani J. (2001) SYN-TAX 2000. Computer programs for data analysis in ecology and systematics. *Scientia*, Budapest.
- Podani J (2005) Multivariate exploratory analysis of ordinal data in ecology: pitfalls, problems and solutions. *Journal of Vegetation Science* 15: 497-510.
- Podani J (2009) Convex hulls, habitat filtering, and functional diversity: mathematical elegance versus ecological interpretability. *Community Ecology* 10: 244-250.
- Podani J, Ricotta C, Pausas JG és Schmera D (2013) Combinatorial functional diversity: an information theoretical approach. *Community Ecology* 14: 180-188.
- Podani J és Schmera D (2006) On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179-185.
- Podani J és Schmera D (2007) How should a dendrogram-based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. *Oikos* 116: 1427-1430.
- Podani J és Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos* 120: 1625-1638.
- Podani J és Schmera D (2012) A comparative evaluation of pairwise nestedness measures. *Ecography* 35: 889-900.
- Podani J és Schmera D (2016) Once again on the components of pairwise beta diversity. *Ecological Informatics* 32: 63-68.
- Podani J, Ricotta C és Schmera D (2013) A general framework for analysing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena on abundance data. *Ecological Complexity* 15: 52-61.
- Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 391-409.
- Poff NL, Olden JD, Vieira NKM, Finn DS, Simmons MP és Kondratieff BC (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 730-755.
- Poos MS, Walker CS és Jackson DA (2009) Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology* 90: 341-347.
- Presley SJ, Higgins CL és Willig MR (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119: 908-917.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (version 3.2.5). URL <https://www.R-project.org/>
- Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Reynaga MC és Dos Santos DA (2013) Contrasting taxonomical and functional responses of stream invertebrates across space and time in a Neotropical basin. *Fundamental and Applied Limnology* 183: 121-133.
- Ricotta C (2005) A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.

- Ricotta C (2010) On beta diversity decomposition: trouble shared is not trouble halved. *Ecology* 91: 1981-1983.
- Ricotta C és Burrascano S (2008) Beta diversity for functional ecology. *Preslia* 80: 61-71.
- Ricotta C és Moretti M (2008) Quantifying functional diversity with graph-theoretical measures: advantages and pitfalls. *Community Ecology* 9: 11-16.
- Ricotta C és Pavoine S (2015) A multiple-site dissimilarity measure for species presence/absence data and its relationship with nestedness and turnover. *Ecological Indicators* 54: 203-206.
- Rosenfeld JS (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156-162.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schleuter D, Daufrene M, Massol F és Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469-484.
- Schmera D (2003) Assessing stream dwelling caddisfly assemblages (Insecta: Trichoptera) collected by light traps in Hungary. *Biodiversity and Conservation* 12: 1175-1191.
- Schmera D (2017) On the operative use of community overlap in analyzing incidence data. *Community Ecology* 18: 117-119.
- Schmera D, Baur B és Erős T (2012) Does functional redundancy of communities provide insurance against human disturbances? An analysis using regional-scale stream invertebrate data. *Hydrobiologia* 693: 183-194.
- Schmera D és Erős T (2012) Sample size influences the variation of invertebrate diversity among different levels of a stream habitat hierarchy. *International Review of Hydrobiology* 97: 74-82.
- Schmera D, Erős T és Heino J (2013) Habitat filtering determines spatial variation of macroinvertebrate community traits in northern headwater streams. *Community Ecology* 14: 77-88.
- Schmera D, Heino J, Podani J, Erős T és Dolédec S (2017) Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia* 787: 27-44.
- Schmera D és Podani J (2011) Comments on separating components of beta diversity. *Community Ecology* 12: 153-160.
- Schmera D és Podani J (2013) Components of beta diversity in hierarchical sampling designs: a new approach. *Ecological Indicators* 26: 126-136.
- Schmera D és Podani J (2018) Through the jungle of methods quantifying multiple-site resemblance. *Ecological Informatics* 44: 1-6.
- Schmera D, Podani J és Erős T (2009b) Measuring the contribution of community members to functional diversity. *Oikos* 118:961-971.
- Schmera D, Podani J, Erős T és Heino J (2014) Combining taxon-by-trait and taxon-by-site matrices for analysing trait patterns of macroinvertebrate communities: a rejoinder to Monaghan & Soares (2014). *Freshwater Biology* 59: 1551-1557.
- Schmera, D., Podani J, Heino J, Erős T, és Poff NLR (2015) A proposed unified terminology of species traits in stream ecology. *Freshwater Science* 34: 823-830.
- Schmera D, Erős T és Podani J (2009a) A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecology* 43: 157-167.
- Schmera D, Podani J, Botta-Dukát Z, Erős T (2018) On the reliability of the Elements of Metacommunity Structure framework for separating idealized metacommunity patterns. *Ecological Indicators* 85: 853-860.
- Schwartz MW, Brigham CA, Hoeksema JD, Lyons KG, Mills MH és van Mantgem PJ (2000) Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122: 297-305.
- Scheiner SM, Chiarucci A, Fox GA, Helmus MR, McGlinn DJ és Willig MR (2011) The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81: 195-213.
- Scheiner SM, Cox SB, Willig MR, Mittelbach GG, Osenberg C és Kaspari M (2000) Species richness, richness-area curves, and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research* 2: 791-802.
- Shipley B és Keddy PA (1987) The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. *Vegetatio* 69:47-55.

- Shipley B, Paine CET és Baraloto C (2012) Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93: 760-769.
- Simpson GG (1943) Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science* 241: 1–31.
- Sivastra DS, Vellend (2005) Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 267-294.
- Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL és Srivastava DS (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science* 306: 1177-1180.
- Sokal RR és Rohlf FJ (1995) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* Third Edition. W. H. Freeman and Company, New York
- Solow A, Polansky S és Broadus J (1993) On the measurement of biological diversity. *Journal of Environmental Ecology and Management* 24: 60-68.
- Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Sørensen TA (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Viden- skabernes Selskabs Biologiske Skrifter* 5: 1–34.
- Statzner B, Bady P, Doledec S és Schölli F (2005) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of trait patterns of least impacted river reaches. *Freshwater Biology* 50: 2136-2162.
- Statzner B és Beche L (2010) Can biological invertebrate traits resolve effects of effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology* 55: 80-119.
- Statzner B, Bis B, Doledec S és Usseglio-Polatera P (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* 2: 73-85.
- Statzner B, Hoppenhaus K, Arens MF és Richoux P (1997) Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of word-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology* 38: 109–135.
- Statzner B, Resh VH és Dolédec S (szerkesztők) (1994) *Ecology of the Upper Rhône River: a test of habitat templet theories.* *Freshwater Biology* 31: 253–554.
- Stegen JC és Hurlbert AH (2011) Inferring eco-evolutionary processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait β -diversity. *PLoS One* 6: e20906.
- Stone L és Roberts A (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- Stone L és Roberts A (1992) Competitive exclusion, or species aggregation? *Oecologia* 91: 419-424.
- Strona G, Ulrich W és Gotelli NJ (2018) Bi-dimensional null model analysis of presence-absence binary matrices. *Ecology* 99: 103-115.
- Swenson NG (2011) Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS One* 6: e21264.
- Tilman D (1982) *Resource competition and community structure.* Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D (1999) Ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich PB, Ritchie M és Sieman E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T és Lehman C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- Tonkin JD, Shah RDT, Shah DN, Hoppeler F, Jahnig SC és Pauls SU (2017) Metacommunity structuring in Himalayan streams over large elevational gradients: the role of dispersal routes and niche characteristics. *Journal of Biogeography* 44: 62-74.
- Townsend CR és Hildew AG (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265-275.
- Tóthmérész B (1997) *Diverzitási rendezések.* Scientia Kiadó, Budapest
- Trejo-Barocio P és Arita HT (2013) The co-occurrence of species and the co-diversity of sites in neutral models of biodiversity. *Plos One* 8: e79918.

- Tuomisto H (2010) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Turner MG, Gardner RH és O'Neill RV (2001) *Landscape ecology in theory and practice*. Springer, Berlin
- Ulrich W, Almeida-Neto M és Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Ulrich W, Krysiewicz W, Sewerniak P, Puchalka R, Strona G és Gotelli NJ (2017) A comprehensive framework for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. *Oikos* 126: 1607-1516.
- Ulrich W és Almeida-Neto M (2012) On the meaning of nestedness: back to the basics. *Ecography* 35: 865-871.
- Ulrich W és Gotelli NJ (2013) Pattern detection in null model analysis. *Oikos* 122: 2-18.
- Usseglio-Polatera P (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic insects in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* 31: 417-437.
- Usseglio-Polatera P, Bournaud M, Richoux P és Tachet H (2000) Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology* 43: 175-205.
- Van Sickle J (1997) Using mean similarity dendrograms to evaluate classifications. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 2: 370-388.
- Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, da Silva PM, Moretti M, Niemela J, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes MT, Vanbergen AJ és Woodcock BA (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921-2947.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR és Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Vaughn CC (2010) Biodiversity losses and ecosystem function in freshwaters: emerging conclusions and research directions. *BioScience* 60: 25-35.
- Vaz PG, Dias S, Pinto P, Mereten EC, Robinson CT, Warren DR és Rego FC (2014) Effects of burn status and conditioning on colonization of wood by stream macroinvertebrates. *Freshwater Science* 33: 832-846.
- Veech JA és Crist TO (2010a) Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology* 91: 1964-1969.
- Veech JA és Crist TO (2010b) Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91: 1988-1992.
- Veech JA, Summerville KS, Crist TO és Gering JC (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old theory. *Oikos* 99: 3-9.
- Vellend M (2001) Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12: 545-552.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183-206.
- Verberk WCEP, van Noordwijk CGE és Hildrew AG (2013) Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. *Freshwater Science* 32: 531-547.
- Vieira NKM, Poff NL, Carlisle DM, Moulton SR, Koski ML és Kondratieff BC (2006) A database of lotic invertebrate traits for North America. U.S. Geological Survey Data Series 187. US Geological Survey, US Department of the Interior, Reston, Virginia.
- Villéger S és Brosse S (2012) Measuring changes in taxonomic dissimilarity following species introductions and extirpations. *Ecological Indicators* 18: 552-558.
- Villéger S, Mason NWH és Moullot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaced framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Villéger S, Miranda JR, Hernandez DF és Moullot D (2012) Low functional β -diversity despite high taxonomic β -diversity among tropical estuarine fish communities. *PLoS One* 7: e40679.

- Villéger S, Grenouillet G és Brosse S (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 671-681.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I és Garnier E (2007) Let the concept of trait to be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Wagner HH, Wildi O és Ewald KC (2000) Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15: 219-227.
- Walker SC, Poos MS és Jackson DA (2008) Functional rarefaction: estimating functional diversity from field data. *Oikos* 117: 286-296.
- Walker B, Kinzing AP és Langridge J (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-103.
- Warnes GR Bolker B és Lumley T (2014) gtools: Various R programming tools. R package version 3.4.1. <http://CRAN.R-project.org/package=gtools>
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA. és Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 33: 475-505.
- Weitzman ML (1992) On diversity. *Quarterly Journal of Economics* 107: 363-405.
- Werger MJA, Sprangers JTC (1982) Comparison of floristic and structural classification of vegetation. *Vegetatio* 50: 175-183.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Whittaker RJ, Willis KJ és Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Warnes, GR et al. 2015. gtools: Various R programming tools. R package version 3.5.0. <https://CRAN.R-project.org/package=gtools>
- Wu J (2004) Effect of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology* 19: 125-138.
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.